

Laufen und Stehen der Stabheuschrecke
Carausius morosus:
Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als
Glieder von Regelkreisen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Gernot Wendler

aus Berlin

Juni 1963

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Juli 1963

1. Referent: Prof. Dr. H. AUTRUM

2. Referent: Prof. Dr. A. KAESTNER



Sonderdruck

aus Z. vergl. Physiologie, Bd. 48, Heft 2, S. 198—250 (1964)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen
und Erling-Andechs (Obb.)

LAUFEN UND STEHEN DER STABHEUSCHRECKE *CARAUSIUS*
MOROSUS: SINNESBORSTENFELDER IN DEN BEINGELENKEN
ALS GLIEDER VON REGELKREISEN * **

Von

GERNOT WENDLER

Dem Andenken an ERICH v. HOLST

Mit 26 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. November 1963)

* Prof. v. HOLST gab mir einen Arbeitsplatz in seinem Institut und ermöglichte damit diese Untersuchungen. Ihm und Herrn Dr. H. MITTELSTAEDT verdanke ich stete Förderung.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	199
B. Versuchstiere	200
C. Beschreibung der Borstenfelder, Ausschaltmethoden	200
D. Versuche am laufenden Tier	202
1. Registriermethode, Bezeichnungen	202
2. Die Koordination beim intakten Tier	204
3. Die Koordination nach Mittelbein-Autotomie	208
4. Die Koordination nach Ausfall von Borstenfeldern	209
5. Die Koordination bei unbewegten Mittelbeinen	210
6. Die Schwingungsweite der Beine	211
E. Besprechung der Ergebnisse (laufendes Tier)	212
F. Versuche am ruhenden Tier	216
1. Die Stellung frei hängender Beine	216
a) Messung der Gelenkstellungen	216
b) Reizung der Borsten mit einer Nadel	217
c) Die Gelenkstellungen nach Ausfall der Borstenfelder	218
d) Postoperative Effekte	222
e) Bewegungen des operierten Beins bei unspezifischen Reizen	222
2. Stellungsänderungen der Beine stehender Tiere unter Belastung	223
a) Methode	223
b) Die Stellungshysteresis des intakten Beins	224
c) Einfluß der Borstenfelder auf die Beinstellung unter Belastung	225
d) Der Einfluß der Borstenfelder auf die mechanischen Eigenschaften des Skelettmuskelsystems	232
e) Die Koppelung der Beine	234
f) Versuche am nervös isolierten Segment	237
G. Besprechung der Ergebnisse (ruhendes Tier)	239
Anhang	246
Zusammenfassung	247
Literatur	248

A. Einleitung

Alle bisher untersuchten Insekten bewegen ihre Beine bei der Lokomotion in einem ganz bestimmten zeitlichen Muster. Dieses Muster ist nicht bei allen Insekten gleich. Es sind zwei Typen bekannt, die sich in der zeitlichen Beziehung der Schwingungen einander gegenüberliegender Beine unterscheiden. Beim ersten Typ alternieren gegenüberliegende Beine. Zu dieser Gruppe gehören die genauer untersuchten Laboratoriumstiere: Stabheuschrecken (v. BUDDENBROCK 1921) und Schaben (HUGHES 1952). Beim zweiten Typ laufen gegenüberliegende Beine in gleicher Phase. Hierher gehören hauptsächlich viele Larven holometaboler Insekten („Raupen“) und Dytisciden (BETHE 1930, HUGHES 1958, NACHTIGALL 1960). Zu Übergängen zwischen beiden Gruppen siehe WENDLER 1964. Eine umfassende vergleichende Darstellung des Vorkommens der verschiedenen Typen bei Insekten, wie sie MANTON (1953) für die großen Arthropodengruppen durchgeführt hat, liegt bisher nicht vor.

Indessen hat sich eine Reihe von Autoren mit der Lokalisation und den Eigenschaften des Mechanismus beschäftigt, der die Beinbewegungen stets in eine konstante zeitliche Beziehung zueinander zwingt. Zum Studium dieses Mechanismus wurden in fast allen Untersuchungen — bei Beobachtung der Gangweise mit dem Auge (v. BUDDENBROCK 1921, TEN CATE 1936, ROEDER 1937, PONZ u. ESTARTUS 1951, ESTARTUS u. PONZ 1951 a u. b) oder durch Filmanalyse (BETHE 1930, v. HOLST 1943, HUGHES 1952, 1957, 1958) — zwei Methoden einzeln oder kombiniert angewandt:

1. Die nervöse Verbindung zwischen den Beinen und zwischen Ober- und Unterschlundganglion und den Beinen wird durch verschiedene Konnektiv-Durchschneidungen unterbrochen. Diese Versuche führten zur Erkenntnis, daß die Kopfganglien Beginn, Dauer, Geschwindigkeit und Richtung der Lokomotion steuern (ROEDER 1937, PONZ u. ESTARTUS 1951, HUBER 1960); sie greifen jedoch nicht in die zeitliche Zuordnung der Bewegungen der verschiedenen Beine ein. Diese Zuordnung wird durch das Zusammenspiel der drei thorakalen Ganglien bestimmt. Ob die Koordination der Beinbewegungen allerdings allein von den Thorakalganglien bestimmt wird oder ob und in welchem Ausmaß ein peripherer Einfluß durch Beinrezeptoren vorliegt, wurde mit der zweiten Methode untersucht:

2. Ein oder mehrere Beine werden (teilweise oder ganz) amputiert oder bewegungsunfähig gemacht. Besonders auffällige Ergebnisse erzielt man, wenn man die beiden Mittelbeine amputiert oder autotomieren läßt (v. BUDDENBROCK 1921, HUGHES 1957). Die restlichen Beine halten nach diesem Eingriff eine andere Phasenbeziehung zueinander ein als beim intakten Tier. Aus dieser Tatsache schloß man, daß während des

Laufs Meldungen von Rezeptoren in den Beinen ausgehen müssen, die auf die Phasenbeziehung der Beine zueinander Einfluß nehmen. Diese Rezeptoren sind bis heute nicht bekannt, obwohl sie eine große Bedeutung für das Zustandekommen eines geordneten Laufs haben.

In der vorliegenden Arbeit soll geklärt werden, ob bestimmte Sinnesborstenfelder an den proximalen Beingelenken der Stabheuschrecke die Phasenbeziehung der Beine bestimmen. Die Borsten liegen so in Gelenknähe, daß sie je nach Stellung des Gelenks verschieden stark abgebogen werden. Die entsprechenden Borstenfelder an den Beinen der Schabe *Periplaneta americana* wurden von PRINGLE 1938 entdeckt und elektrophysiologisch untersucht. Nach PRINGLE steigt die Frequenz der Impulse im afferenten Nerven bei einer stoßförmigen Abbiegung der Haare steil an und fällt innerhalb weniger Sekunden auf ein neues, höheres Niveau ab. [Eine ausführlichere Untersuchung von Sinnesborsten am Halsgelenk der Biene hat THURM (1963) durchgeführt.] Man kann also aufgrund ihrer Lage und ihrer physiologischen Eigenschaften annehmen, daß die Borstenfelder Stellungsrezeptoren sind [MITTELSTAEDT (1950) bewies dies als erster für die Borstenfelder im Halsgelenk der Libellen] oder eine mit der Bewegung der Beine zusammenhängende Größe messen. In welchem Funktions-Zusammenhang das Tier diese Meldungen verwendet, ist unbekannt.

B. Versuchstiere

Versuchstiere sind Weibchen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. Ihre Zucht erfolgt in einfachen Holzrahmen mit Drahtgazebespannung. Das Futter besteht im Sommer aus Hasellaub, im Winter aus Efeu.

Stabheuschrecken eignen sich aus mehreren Gründen vorzüglich für meine Versuche: sie sind sehr phlegmatisch, laufen aber unter bestimmten Voraussetzungen recht regelmäßig. Die Mechanik der Beinbewegungen ist verhältnismäßig übersichtlich. Die Tiere sind groß, und ihre Beine liegen so weit auseinander, daß man sie leicht unabhängig voneinander beeinflussen kann.

C. Beschreibung der Borstenfelder, Ausschaltmethoden

Die drei von mir untersuchten Borstenfelder (Bf) der Stabheuschrecke liegen an derselben Stelle wie sie PRINGLE 1938 für die Borstenfelder (hair plates) der Schabe, WITTIG 1955 für die Haarplatten von *Perla abdominalis* (dort auch genauere Beschreibung der Borsten) und RICHARD 1949 für *Calotermes flavicollis* angegeben haben. Abb. 1 zeigt die Lage der Borstenfelder bei der Stabheuschrecke. Die Naht zwischen Trochanter und Femur bildet die Bruchstelle bei der Autotomie des Beins. Das Gelenk zwischen Coxa und Trochanter ist dicondyl und erlaubt Bewegungen des Beins nach oben und unten. Dicht am vorderen Condylus sitzt das Borstenfeld I (trochanteral hair plate bei PRINGLE). Es schiebt sich unter die dorsale Gelenkmembran, wenn sich das Bein nach oben bewegt. Die Borsten werden dabei abgebogen.

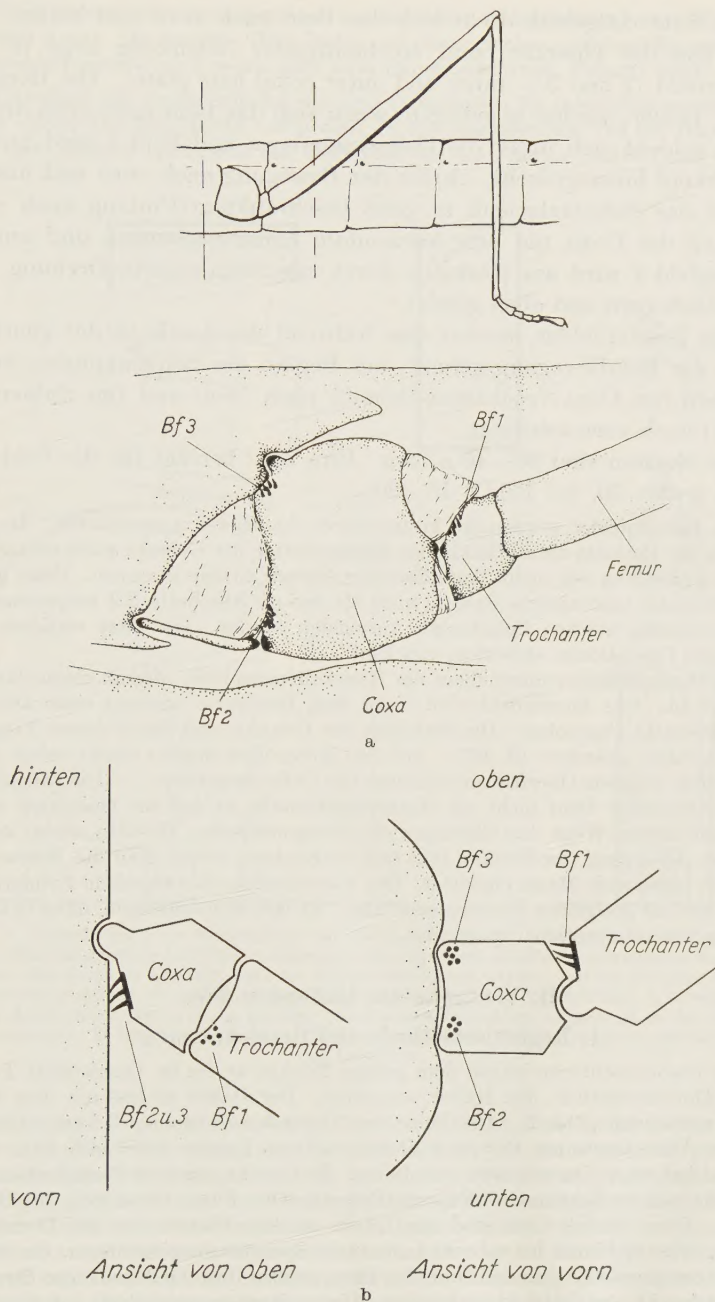


Abb. 1. a Skizze eines nach hinten geklappten linken Hinterbeins der Stabheuschrecke.
b Die Lage der Borstenfelder und die wichtigsten Gelenkungen eines Beins. Schematisch
Z. vergl. Physiol. Bd. 48

Im Subcoxalgelenk dreht sich das Bein nach vorn und hinten. In der Nähe der pleuralen und trochantinalen Gelenkung liegt je ein Borstenfeld (2 und 3 = inner and outer coxal hair plate). Die Borsten beider Felder werden abgebogen, wenn sich das Bein nach vorn dreht. Feld 2 schiebt sich unter die Gelenkmembran und Feld 3 wird in den Gelenkkopf hineingedreht. Außer der Bewegung nach vorn und hinten erlaubt das Subcoxalgelenk in ganz beschränktem Umfang auch eine Drehung der Coxa um eine horizontale Achse nach oben und unten. Borstenfeld 3 wird am stärksten durch eine kombinierte Drehung der Coxa nach vorn und oben gereizt.

Alle Borstenfelder werden also während des Laufs in der gleichen Phase der Beinbewegung gereizt: am Beginn der Schwingphase, wenn das Bein (im Coxa-Trochanter-Gelenk) nach oben und (im Subcoxalgelenk) nach vorn schwingt.

Die Borsten sind 30—40 μ lang. Ihre Zahl beträgt für die Felder 1 und 2 je 20—30, bei Feld 3 15—20.

Die Borstenfelder werden am besten durch Abrasieren ausgeschaltet. Da ein Loch in der Cuticula die mechanischen Eigenschaften der Gelenke stark verändern kann, empfiehlt es sich nicht, den afferenten Nerven zu durchtrennen. Denn jeder Eingriff in das mechanische System muß bei den im Abschnitt F 2 besprochenen, verhältnismäßig starken Belastungen vermieden werden. Die Tiere verlieren bei derartigen Operationen außerdem viel Blut.

Als Operationsinstrument dient ein Rasierklingsplitter, der an einem Halter befestigt ist. Das Borstenfeld wird unter dem Binokular mitsamt einer dünnen Cuticulaschicht abgehoben. Die Stabilität des Gelenks wird durch diesen Eingriff nicht merklich geändert (S. 227). Bei den Kontrollen werden direkt neben dem Borstenfeld liegende Oberflächenschichten der Cuticula entfernt. — Die Innenseite der Borstenfelder dient nicht als Muskelansatzstelle, so daß die Operation auch nicht auf diesem Wege das Gleichgewicht antagonistischer Muskeln stören kann.

Eine Abbiegung der Borsten läßt sich verhindern, indem man die Borsten in eine sich erhärtende Masse einbettet. Der wasserlösliche Knochenleim Syndetikon erwies sich als geeignetes Einbettungsmittel. Er läßt sich entfernen, ohne daß die Borsten wesentlich geschädigt werden.

D. Versuche am laufenden Tier

1. Registriermethode und Bezeichnungen

Die Stabheuschrecke ist mit dem ganzen Rücken an ein im Querschnitt T-förmiges Aluminiumstück, den Halter, angeleimt. Der Halter ist fest mit dem Erdboden verbunden (Abb. 2). Die Beine des Tieres fassen in etwa 0,5 cm Abstand von der Ventralseite ein Rad und drehen es beim Laufen unter sich fort. Das Laufrad hat einen Durchmesser von 48 cm. Es besteht aus zwei Radscheiben aus dem sehr leichten Schaumstoff Exporit (Polystyrol der Firma Grünzweig und Hartmann). Diese Radscheiben sind aus 1,9 cm starken Platten auf der Drehbank herausgefräst und innen bis auf acht 1 cm starke Speichen ausgeschnitten. Sie sitzen fest auf der gleichen Achse und sind über ihren ganzen Umfang durch einen Streifen aus durchsichtigem Celluloid verbunden. Dieser Streifen verhindert, daß die Vorderbeine bei Suchbewegungen zwischen die Radscheiben geraten. Die Reibung entspricht $\frac{1}{90}$ g Gewicht, das in Tangentialrichtung am Umfang angreift. Das Trägheitsmoment um die Drehachse beträgt 14 g · cm².

Die Tarsen greifen im allgemeinen um die beiden Außenkanten herum (Kantenabstand 3 cm). Die meisten Tiere laufen auf dieser Schiene gleichmäßig und ohne Ausbruchsversuche nach rechts oder links (Kontaktführung, PRECHT 1942).

Unterhalb des Rades befindet sich eine Lichtquelle. Sie beleuchtet an der Radachse vorbei Tier und Halter von unten. In den waagerechten Teil des Halters ist in 5 mm Abstand beiderseits der Mittellinie ein 6 cm langer und 0,7 mm breiter

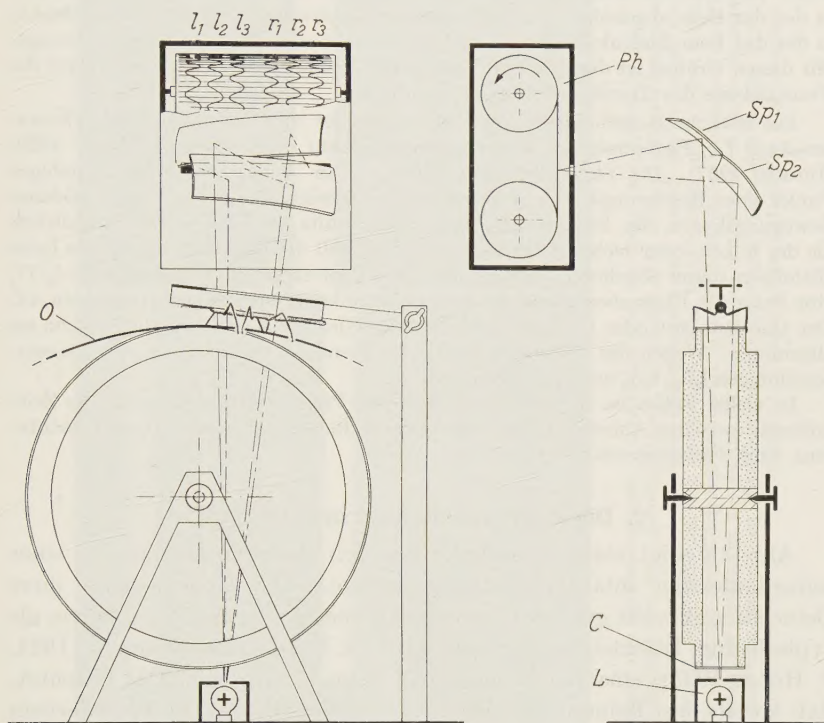


Abb. 2. Anordnung zum Registrieren der Beinbewegungen. L Lichtquelle; C Celluloidbelag, über die gesamte Lauffläche ausgelegt. Sp_1, Sp_2 zwei oberflächenversilberte Konkavspiegel, die durch je einen Schlitze im Halter beleuchtet werden und die Strahlen in das Photokymographion Ph lenken. l_1 Bewegungskurve des linken Vorderbeins; r_3 Bewegungskurve des rechten Hinterbeins, gesehen durch einen gedachten Ausschnitt in der Kymographenwand. O im Verhältnis zur Tiergröße maßstabgerechte Oberflächenkrümmung des Laufrads

Schlitz gesägt. Das Licht fällt durch beide Schlitzze nach oben. Jeder Lichtstreifen ist dreimal unterbrochen: von den Oberschenkeln der drei Beine einer Körperseite. Wenn das Tier läuft, bewegen sich die drei dunklen Punkte im Schlitz nach vorn und hinten. Die beiden auf der Konkavseite oberflächenversilberten Spiegel lenken je einen Lichtstreifen verkürzt in das Photokymographion. Sie sind so gegeneinander verkantet, daß beide Lichtstreifen nebeneinander auf den Papierfilm fallen, der sich von oben nach unten bewegt (nicht der Zeichnung entsprechend), also senkrecht zur Schwingungsrichtung der Beine bzw. ihrer Abbilder. Dadurch entstehen fortlaufende Bewegungskurven auf dem Papierfilm, und zwar weiß auf dunkel (Abb. 3). Die Kurven geben den zeitlichen Verlauf der Beinbewegungen nach vorn und hinten wieder. Dorsosventralbewegungen werden nicht abgebildet.

In Abb. 4 links oben sind die wichtigsten Bezeichnungen an konstruierten Laufkurven erläutert:

Die verschiedenen Beine werden durch den Buchstaben r (rechts) oder l (links) und die Zahl 1 (vorn), 2 (Mitte) oder 3 (hinten) gekennzeichnet. — Die *Schwingungsweite* s ist der Bereich, innerhalb dessen das Bein relativ zu einem Körperpunkt nach vorn und hinten schwingt. Die *Periodendauer* T ist die Dauer eines Schritts. Jeder Schritt setzt sich aus zwei Hauptphasen zusammen: der *Schwingphase* a , in der das Bein abgehoben wird und nach vorn schwingt, und der *Stemphase* b , in der das Bein Bodenkontakt hat und sich relativ zum Tier nach hinten bewegt. Mit diesen Größen ist der zeitliche Verlauf der Femurbewegung, projiziert auf die Frontalebene des Tieres, vollständig beschrieben.

Die zeitliche Beziehung der Beine untereinander wird meist durch die *Phasenbeziehung* (= *Phasenrelation*, *Phasenwinkeldifferenz*) beschrieben (v. HOLST 1939, HUGHES 1957). Die Phasenbeziehung gibt an, an welche Stelle ein beliebiger Punkt einer Bewegungskurve zwischen zwei entsprechende Punkte einer anderen Bewegungskurve, der Bezugskurve, fällt. Ich wählte als Bezugskurve willkürlich die des linken (oder rechten) Hinterbeins. $t_2 - t_3$ soll die Zeit sein, um die das linke Mittelbein später abgehoben wird als das linke Hinterbein. Der Quotient $t_2 - t_3 / T_3$ gibt dann die Phasenbeziehung des linken Mittelbeins zum linken Hinterbein an. Der Quotient ist 0 oder 1, wenn beide Beine im Gleichtakt laufen und 0,5, wenn sie alternieren. Wegen der Seitensymmetrie des Tieres ist es nur nötig, die Phasenbeziehungen t_2/t_3 , t_1/t_3 und r_3/t_3 zu messen.

In vielen Fällen ist es vorteilhaft, statt der Phasenrelation lediglich die Zeitdifferenz zwischen Abhebpunkten verschiedener Beine anzugeben. Diese Zeitdifferenz wird *Phasenverschiebung* genannt.

2. Die Koordination beim intakten Tier

Abb. 3a zeigt einen Ausschnitt aus den Aufzeichnungen von einer schnellaufenden intakten Stabheuschrecke. Die Koordination ihrer Beine stimmt recht gut mit dem Schema überein, das im allgemeinen als typisch für Insekten angegeben wird (z.B. v. BUDDENBROCK 1921, v. HOLST 1935): einander benachbarte Beine alternieren. Das bedeutet, daß jeweils drei Beine in gleicher Phase laufen: Hinter- und Vorderbein einer Körperseite mit dem Mittelbein der Gegenseite. Diese Koordination wird aber nur bei einer bestimmten, hohen Laufgeschwindigkeit eingehalten und verändert sich stark, wenn das Tier langsam läuft. Aus diesem Grund sind alle Größen in Abb. 4 für verschiedene Laufgeschwindigkeiten angegeben.

Die Schwingungsweite s ist beim schnellaufenden Tier ebenso groß wie beim langsam schreitenden (Abb. 4a, am Beispiel des linken Hinterbeins). Die Streuung der Einzelwerte wird kleiner, je schneller das Tier läuft. Das trifft auch für die übrigen Meßgrößen zu: beim schnellen Lauf wird die Phasenbeziehung der Beine viel genauer eingehalten als beim langsamen Schreiten.

Je langsamer das Tier läuft, desto länger bleibt das Bein in der Stemmphase am Boden. Die Kurve für die Stemmphase in Abb. 4d ist eine Hyperbel, da die Laufgeschwindigkeit v definiert ist als $v = s/b$.

Der Anstieg der Stemmphase auf dem Registrierpapier ist also ein Maß für die Geschwindigkeit. Da s konstant ist, muß sich eine Hyperbel ergeben, wenn man (wie in Abb. 4d) b als Funktion von v aufträgt. — Anders als die Stemmphase ist die Schwingphase nahezu unabhängig von der Laufgeschwindigkeit; sie dauert beim schnellaufenden Tier nur

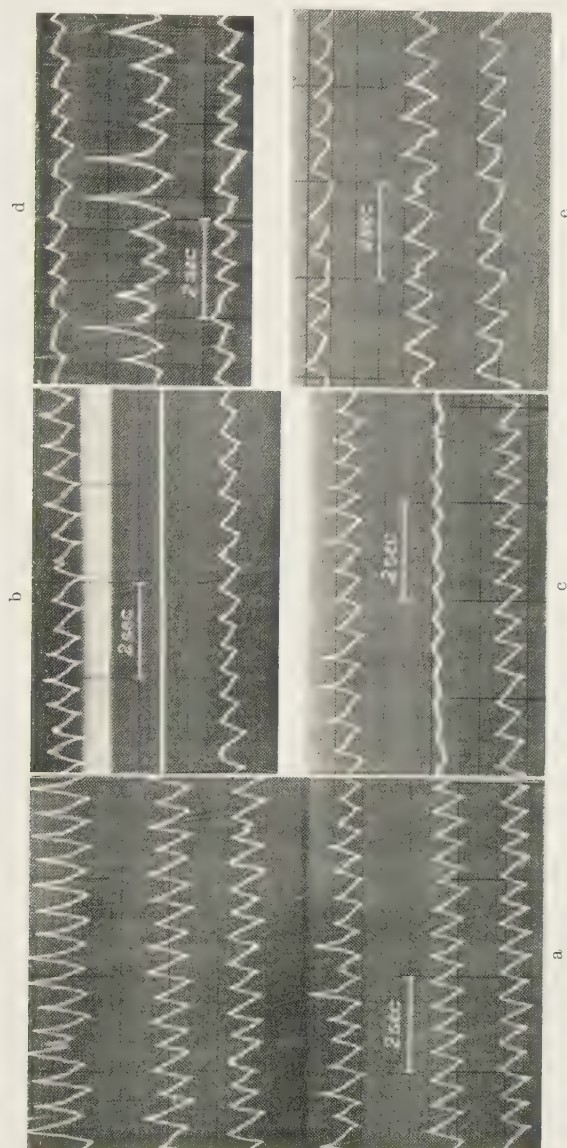


Abb. 3. Ausschnitte aus Registrierungen der Beinbewegungen. Die Kurven sind von links nach rechts zu lesen. Der aufsteigende Ast einer Bewegungskurve stammt von der „Schwingphase“, in der das Bein in der Luft von hinten nach vorn schwingt; im absteigenden Ast, der „Stemmphase“, hat das Bein Bodenkontakt und dreht das Rad nach hinten weg. a Intaktes, schnell laufendes Tier. Die Kurven bedeuten von unten nach oben: links hinten, mitte, vorn; rechts hinten, mitte, vorn. Bei den Ausschnitten b–e ist nur eine Körperhälfte gezeigt. b Beide Mittelbeine stehen auf der Plattform. Die dicke, weiße Linie ist der Schatten der Plattform, die dünne der des rechten Mittelbeins. c Beide Mittelbeine sind autotomisiert. Die mittlere Linie stammt vom am rechten Mittelbeinstummel befestigten Balsaholz-Zeiger. d Die Borstenfelder 2 beider Mittelbeine sind abrasiert. e Die Borstenfelder 1, 2 und 3 beider Mittelbeine sind abrasiert

geben, wenn man (wie in Abb. 4d) b als Funktion von v aufträgt. — Anders als die Stemmphase ist die Schwingphase nahezu unabhängig von der Laufgeschwindigkeit; sie dauert beim schnellaufenden Tier nur

wenig kürzer als beim langsam laufenden (Abb. 4d). Aus diesem Grunde muß sich das Verhältnis Schwingphase Stemmphase mit wachsender Geschwindigkeit zugunsten der Schwingphase verschieben: a/b wächst von etwa $1/15$ auf $1/2$.

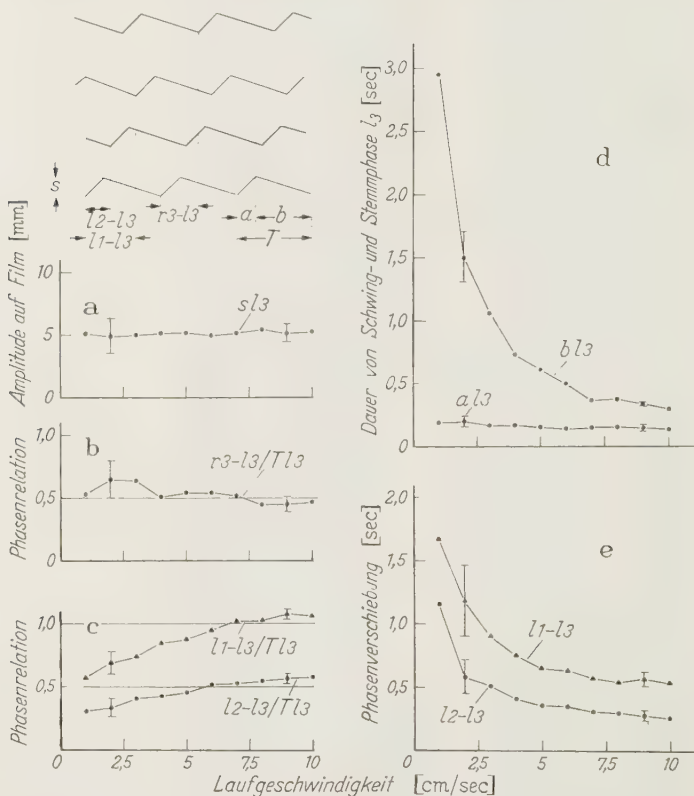


Abb. 4. Koordination der Beine bei einem normalen Tier. T Periodendauer; sie ist bei allen Beinen im Durchschnitt gleich, da sie alle die gleiche Frequenz haben. a Dauer der Schwingphase; b Dauer der Stemmphase. s Schwingungsweite des Beins relativ zu einem Körperpunkt. l links, r rechts; 1, 2 und 3 Vorder-, Mittel- und Hinterbein. r_3-l_3 ist die Zeit, um die das rechte Hinterbein später abgehoben wird als das linke Hinterbein. Die vier Laufkurven links oben beziehen sich, von unten nach oben gelesen, auf die Beine l_3 , l_2 , l_1 und r_3 . — Die senkrechten Striche in den Diagrammen bedeuten in b und c den dreifachen mittleren Fehler des Mittelwerts, sonst die einfache Streuung der Einzelwerte.

Alle Kurven stammen von einem Tier, 225 Schritte. Weitere Erläuterungen im Text

Die Phasenrelation des hinteren Beinpaars r_3/l_3 (Abb. 4b) stimmt mit der des Mittel- und Vorderbeinpaars (nicht gezeichnet) überein. Sie ist bei mittlerer und hoher Laufgeschwindigkeit 0,5; das bedeutet, daß gegenüberliegende Beine alternieren. Bei langsamem Lauf gibt es (unter großer Streuung) häufig Abweichungen vom Alternieren. Diese Abweichungen sind besonders zu beobachten, wenn das Tier das Rad

andrehet. Dasselbe kann man oft beim freilaufenden Tier, besonders auf vertikaler Fläche, sehen: es kommt dann vor, daß die beiden Hinterbeine mit nur geringer Zeitdifferenz nach vorn schwingen. Da das vorauseilende Bein nicht immer das gleiche ist, gleichen sich die Abweichungen von 0,5 über längere Zeit aus.

Im Gegensatz zur Phasenrelation gegenüberliegender Beine vergrößert sich die Phasenrelation zwischen gleichseitigem Mittel- und Hinterbein mit der Laufgeschwindigkeit (Abb. 4c). Bei kleinen Geschwindigkeiten wird das Mittelbein bei etwa 0,3 abgehoben, alterniert bei etwa 7 cm/sec und kommt bei höheren Laufgeschwindigkeiten noch später an die Reihe. Die Phasenrelation des gleichseitigen Vorderbeins variiert noch stärker: sie liegt bei niederen Geschwindigkeiten bei 0,5 und darunter, hat bei 7 cm/sec 1,0 (Gleichtakt) erreicht und steigt noch etwas weiter an.

Faßt man — etwas schematisiert — die Ergebnisse von mehreren Tieren zusammen, so ergibt sich das Bild der Abb. 5 für die Abhängigkeit der verschiedenen Phasenbeziehungen aller Beine von der Laufgeschwindigkeit: aus ihm läßt sich für jede Geschwindigkeit ohne weiteres die Reihenfolge ablesen, in der die Beine im Mittel vom Boden abgehoben werden:

$v < 0,5$ bis 1 cm/sec: $l_3, l_2, l_1, r_3, r_2, r_1$

$v \cong 1$ cm/sec: $l_3/r_1, l_2, r_3/l_1, r_2$

$v = 1$ bis 7 cm/sec: $l_3, r_1, l_2, r_3, l_1, r_2$

$v \cong 7$ cm/sec: $l_3/r_2/l_1, r_3/l_2/r_1$

$v > 7$ cm/sec: $l_3, r_2, l_1, r_3, l_2, r_1$

(gleichzeitig nach vorn schwingende Beine sind durch / verbunden).

Im weitaus größten Geschwindigkeitsbereich (1—7 cm/sec) bleibt die *Reihenfolge* der Beine also konstant. Dasselbe scheint für viele andere Insekten zu gelten, denn von den meisten Autoren wird entweder gerade die Reihenfolge $l_3, r_1, l_2, r_3, l_1, r_2$ angegeben oder das klassische Schema.

Aus Abb. 5 läßt sich nicht ohne weiteres der Zeitabstand der Bewegungen der einzelnen Beine ablesen, denn die Ordinateneinheit ist die Schrittdauer, die bei höherer Laufgeschwindigkeit sehr klein wird. Das bedeutet, daß die Zeitskala in Abb. 5 mit steigender Geschwindigkeit schrumpft, d.h. die drei Beine l_3, r_2 und l_1 laufen für das Auge auch bei $v > 7$ cm/sec praktisch in gleicher Phase.

Eine unmittelbare Darstellung der Koordination ist möglich, wenn man lediglich die Zeitdifferenz zwischen den Abhebpunkten der verschiedenen Beine bestimmt (Phasenverschiebung, Abb. 4c). Im folgenden wird zur Darstellung der Versuchsergebnisse statt der Phasenrelation diese Phasenverschiebung angegeben. Das Diagramm ist so zu verstehen: Die Schwingphase des Hinterbeins beginnt beim Ordinatenwert 0. Zum

Beispiel bei der Laufgeschwindigkeit 5 cm/sec folgt das Mittelbein nach 0,4 sec und das Vorderbein nach 0,7 sec. Das Vorderbein wird also 0,3 sec später als das Mittelbein abgehoben. Die Phasenverschiebung zwischen Vorder- und Mittelbein ist bei den meisten Tieren etwas geringer als zwischen Mittel- und Hinterbein.



Abb. 5. Die Phasenrelation der Beine (Ordinate) als Funktion der Laufgeschwindigkeit (Abszisse). Willkürliche Bezugsgröße: die Schrittdauer des linken Hinterbeins. Jeder Punkt einer Kurve gibt die bei der entsprechenden Laufgeschwindigkeit zu erwartende mittlere Phasenrelation des betreffenden Beins zum Hinterbein l_3 an.

Weitere Erläuterungen im Text

3. Die Koordination nach Mittelbein-Autotomie

Bei der Autotomie wird das Bein distal von der Naht zwischen Trochanter und Femur abgeworfen. Autotomie eines Beins läßt sich leicht dadurch auslösen, daß man in die Tibia kneift. Da nach den Angaben in der Literatur die Umstellung der restlichen Beine am größten ist, wenn die beiden Mittelbeine autotomiert sind, benutzte ich diese Ausschaltkombination als Test.

In Abb. 6 wird die Phasenverschiebung gleichseitiger Beine eines Tiers unter zwei Bedingungen verglichen: intakt und ein Tag nach Autotomie der beiden Mittelbeine. Beim intakten Tier ist die Phasenverschiebung des Vorderbeins gegen das Hinterbein etwa doppelt so groß wie die des Mittelbeins. Nach der Operation ist die Kurve des Vorderbeins ungefähr in die gleiche Lage gesprungen, die vorher die Mittelbeinkurve innehatte.

Man kann nun beim laufenden Tier sehen, wie sich die Mittelbeinstummel noch rhythmisch bewegen. Ich klebte feine Stäbchen aus Balsaholz an diese Stummel und registrierte ihre Bewegung mit. Das Ergebnis zeigt, daß sich die Stummel mit gleicher Frequenz bewegen wie die anderen Beine, allerdings mit wesentlich kleinerer Schwingungsweite (Abb. 3c). Wichtig ist aber, in welcher Phasenlage sie schwingen. Sie bewegen sich relativ zum Hinterbein so wie vorher die intakten Mittel-

beine (Abb. 6). Ihre Phase hinkt allerdings etwas der der Vorderbeine nach: im Durchschnitt um 0,04 sec.

Nach der Autotomie verändert sich nicht nur die gegenseitige Phasenlage der Beine, sondern auch die Stärke ihrer Kopplung: die zu jeder Geschwindigkeit gehörenden Werte für die Phasenrelation oder Phasenverschiebung streuen stärker. Die Vorderbeine haben außerdem häufig eine höhere Lauffrequenz als die Hinterbeine; die absolute Koordination der Beine geht in relative Koordination (v. HOLST 1935) über. Abb. 7 zeigt ein Beispiel: Die Phasenrelation zwischen Vorder- und Hinterbein liegt infolge der Mittelbein-Autotomie im Durchschnitt bei 0,5 (schnellaufendes Tier). Da das Vorderbein mit höherer Frequenz läuft als das Bezugsbein, wird die Phasenrelation zunehmend kleiner und erreicht wieder den Wert 0,5, wenn das Vorderbein das Hinterbein einmal überholt hat. Es überholt das Hinterbein ein zweites Mal und wird erst dann wieder eingefangen. — Auf weitere Einzelheiten der relativen Koordination nach Beinamputationen soll hier nicht weiter eingegangen werden.

4. Die Koordination nach Ausfall von Borstenfeldern

Abb. 8 vergleicht die Phasenverschiebungen von Vorder- und Mittelbeinen eines Tiers gegen das gleichseitige Hinterbein unter drei Bedingungen: beim intakten Tier, wenn die Borstenfelder 2 beider Mittelbeine fehlen (Kurvenausschnitt dazu in Abb. 3d) und wenn alle drei Borstenfelder der beiden Mittelbeine abrasiiert sind (Kurvenausschnitt dazu in

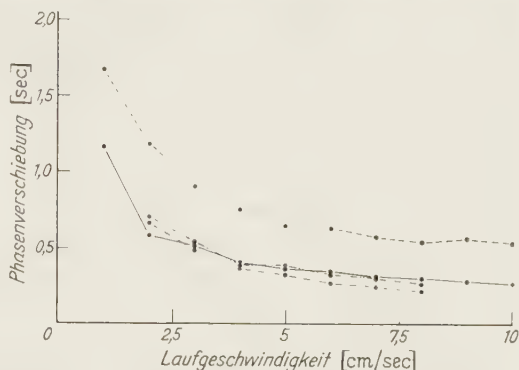


Abb. 6. Die Phasenverschiebung verschiedener Beine gegenüber dem linken Hinterbein (Ordinate) als Funktion der Laufgeschwindigkeit (Abszisse). ●---● linkes Vorderbein, intaktes Tier; ●—● linkes Mittelbein, intaktes Tier; ●---● linkes Vorderbein, wenn beide Mittelbeine autotomiert sind; ●...● Stummel des linken autotomierten Mittelbeins, dessen Bewegungen durch ein Balsaholzstäbchen sichtbar gemacht sind

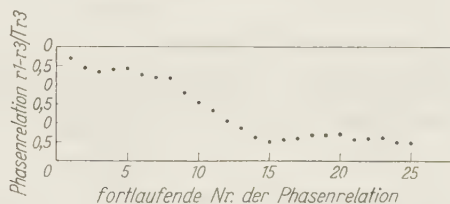


Abb. 7. Die Veränderung der Phasenrelation zwischen rechtem Vorder- und Hinterbein bei einem Tier, dessen beide Mittelbeine autotomiert sind

Abb. 3c). Es zeigt sich, daß weder der Verlust der Borstenfelder 2 noch der übrigen Borstenfelder zum gleichen Ergebnis führt wie Amputation oder Autotomie der beiden Mittelbeine: Die Vorderbeine laufen in keinem Falle in gleicher Phase mit den Mittelbeinen. Bei den meisten Tieren ist die Phasenverschiebung des Vorderbeins gegen das Hinterbein größer als normal, wenn alle Borstenfelder der Mittelbeine abrasiert sind. Eine Erklärung dieses Befundes steht noch aus. Es handelt sich jedenfalls nicht um die hier gesuchte, nach Mittelbein-Autotomie auftretende Änderung.

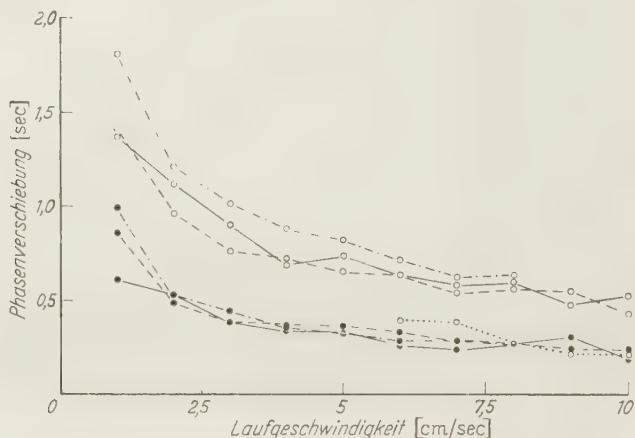


Abb. 8. Die Phasenverschiebung verschiedener Beine gegenüber dem linken Hinterbein (Ordinate) als Funktion der Laufgeschwindigkeit (Abszisse). ○ linkes Vorderbein; ● linkes Mittelbein. — intaktes Tier; ---- die Borstenfelder 2 der beiden Mittelbeine sind entfernt; - · - · - die Bf 1, 2 und 3 beider Mittelbeine sind entfernt; · · · · beide Mittelbeine krallen sich an eine relativ zum Körper feste Plattform

5. Die Koordination bei unbewegten Mittelbeinen

In Abb. 8 ist zusätzlich das Ergebnis eines weiteren Versuchs eingetragen. In diesem Versuch wurde den Mittelbeinen eines völlig intakten Tiers während des Laufs eine relativ zum Rumpf feste Plattform aus Balsaholz angeboten. Die Beine krallen sich in dem weichen Holz fest und verharren in diesem Zustand unbewegt, während die übrigen Beine weiterlaufen. Je weiter die Mittelbeine dabei nach vorn ausgestreckt sind, desto länger bleiben sie freiwillig in dieser Lage. Abb. 3b zeigt einen Kurvenausschnitt dazu. Das Ergebnis: Die Phasenverschiebung der Vorderbeine gegen die Hinterbeine ist jetzt die gleiche, die auch nach Mittelbein-Autotomie auftritt. Es kommt also für die Umstellung der Koordination offenbar nicht auf Rezeptoren an, die nur die Existenz des Beines melden, sondern auf bestimmte, rhythmische Afferenzen, die beim sich anklammernden Bein wegfallen.

6. Die Schwingungsweite der Beine

Wenn man das Borstenfeld 1 eines Beins abrasiert, so fällt auf, daß das Bein beim Laufen stets wesentlich weiter nach oben ausschwingt als ein intaktes Bein. Der obere Umkehrpunkt des distalen Endes des Femur ist um durchschnittlich 3 mm weiter dorsad gerückt. — Diese Veränderung ist nicht in den Registrierkurven sichtbar; sie wurde mit Hilfe eines am T-förmigen Halter befestigten Maßstabes gemessen. Erkennbar ist aber die Veränderung der Schwingungsweite nach vorn und hinten, wenn man das Borstenfeld 2 abrasiert hat (Abb. 3d). Die größere Schwingungsamplitude erreicht das Bein meist dadurch, daß es nicht an der Radkante aufsetzt, sondern weiter innen. Es kann dann — bei der gleichen Geschwindigkeit in rostrocaudaler Richtung wie die anderen Beine — in der gleichen Zeit einen größeren Winkelbereich überstreichen. Außerdem verlagert sich die ganze Schwingung des Beins und damit seine mittlere Lage nach vorn. Übrigens gilt das gleiche für die Ruhelage des operierten Beins (Abschnitt F 1). Auch in Abb. 3c fehlt das Borstenfeld 2 der Mittelbeine. Hier ist die Amplitudenveränderung nicht so auffällig, da das Bein meist am Rand des Rades aufgesetzt wird.

Die Vergrößerung der Schwingungsweite ist beim *freilaufenden* Tier besonders auffällig. Das operierte Bein schwingt zu weit nach vorn aus, trifft häufig auf das nächstvordere Bein und klammert sich für kurze Zeit fest, so daß das Tier „stolpert“. Der Lauf wird dadurch sehr unregelmäßig. Wie häufig sind solche „Treffer“? Ich ließ die Tiere auf einer Tischplatte laufen und zählte die Schritte aus (Tabelle 1). % Treffer Mitte vorn bedeutet: wie oft das Mittelbein eines Tiers das gleichseitige Vorderbein berührt oder gefaßt hat. Ich zählte bei 5 Tieren je 100 Schritte aus; jede Prozentzahl bezieht sich also auf 500 Schritte. Ich zählte außerdem bei jedem Tier die Trefferhäufigkeit für hinten Mitte. Man sieht aus Tabelle 1, daß sich beim intakten Tier Mittel- und Vorderbein nie treffen; es kommt aber ab und zu vor, daß das Hinterbein das Mittelbein berührt.

Tabelle 1. (Erläuterungen im Text)

	Vor	Nach	<i>P</i>	Vor	Nach	<i>P</i>
	Abrasieren von Bf2 des Mittelbeins			Abrasieren von Bf2 des Hinterbeins		
% Treffer Mitte/vorn	0	10,2	< 0,001	0	0	—
% Treffer hinten/Mitte	3,2	2,2	0,5	5,7	21,8	< 0,001

Nach der Operation — das Subcoxalfeld des Mittelbeins ist entfernt — berührt das Mittelbein in 10 von 100 Schritten das Vorderbein, z. T. krallt es sich für kurze Zeit fest. Der Prozentsatz der Treffer hinten/

Mitte ist unverändert geblieben. Das entsprechende Ergebnis hatte bei fünf anderen Tieren die Rasur des Feldes 2 am Hinterbein. Nach der Operation trifft das Hinterbein das Mittelbein bei jedem 5. Schritt.

Bei 5 Tieren machte ich die Fußstapfen sichtbar, indem ich die Tarsen in Vitalfarbstofflösungen tauchte, und zwar zur leichteren Unterscheidung der verschiedenen Beinpaare in verschiedenfarbige Lösungen. Ein wenig Knochenleimzusatz sorgte dafür, daß die Tarsen mehr als

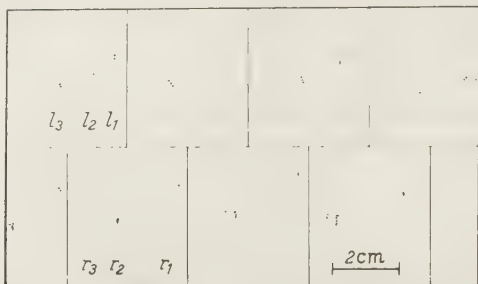


Abb. 9. Fußstapfen eines auf waagerechter Fläche frei laufenden Tieres. Laufrichtung von links nach rechts. Borstenfeld 2 des linken Mittelbeins abrasiert

10 Schritte lang Farbe an das Papier abgaben, über das ich das Tier laufen ließ. Abb. 9 zeigt einen Ausschnitt aus den Spuren eines Tieres, bei dem das Borstenfeld 2 des linken Mittelbeins entfernt war. Die rechte Seite des Tiers war intakt. Auf dieser Seite liegt der Mittelbeinabdruck zwischen Hinter- und Vorderbeinabdruck, näher zum Hinterbein. Auf

der linken Seite ist der Mittelbeinabdruck viel näher zum Vorderbein gerückt; dadurch wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß sich Vorder- und Mittelbein treffen.

E. Besprechung der Ergebnisse (laufendes Tier)

ROEDER (1937) und HUGHES (1952, dort auch ausführliche Besprechung der Literatur) haben bereits betont, daß die Koordination der Beine nicht immer dem klassischen Schema entspricht, sondern je nach Laufgeschwindigkeit des Tiers verschieden ist. Die genauesten Angaben zu diesem Thema stammen von HUGHES (1952) für Schaben:

HUGHES zeigte auf Grund von Filmaufnahmen, daß die Regel „benachbarte Beine alternieren“ (v. HOLST 1935) nicht allgemein gilt. Sie ist auf gegenüberliegende Beine beschränkt (Regel 1). Für voreinanderliegende Beine gilt sie nur in einem bestimmten Geschwindigkeitsbereich und ist ein Sonderfall der allgemeinen Regel: kein Vorder- oder Mittelbein wird abgehoben, bis das dahinterliegende Bein auf den Boden aufgesetzt worden ist (Regel 2). Die mit Zunahme der Laufgeschwindigkeit beobachteten Veränderungen in der Reihenfolge der Beine lassen sich nach HUGHES — unter Berücksichtigung der beiden Regeln — auf eine Vergrößerung des Verhältnisses der Dauer von Schwingphase zu Stemmphase der Schritte zurückführen. Außerdem verkürzt sich die Gesamtdauer eines Schritts.

Diese Angaben treffen nach meinen Ergebnissen ohne Einschränkung auch für die Stabheuschrecke zu. Sie sind jedoch nicht hinreichend für eine quantitative Beschreibung der Veränderung aller wichtigen Größen

mit der Geschwindigkeit. Eine solche quantitative Beschreibung für die Stabheuschrecke geben die Abb. 4 u. 5.

Die Frage, wodurch eine bestimmte Koordination der Beine festgelegt wird, hat schon viele Autoren beschäftigt. Während die Phasenbeziehung der Flügelbewegungen beim Flug (WILSON 1961) mancher Insekten rein zentral, ohne die Mitwirkung von Rezeptoren, bestimmt zu werden scheint, wird die Phasenbeziehung der Beine beim Laufen nach Ansicht der meisten Autoren von Rezeptoren in den Beinen festgelegt (v. BUDDENBROCK 1921, 1953; BETHE 1930, v. HOLST 1935, ESTARTUS u. PONZ 1951, HUGHES 1957 usw.). Diese Ansicht ist stets durch die Tatsache begründet, daß sich die Phasenrelationen nach Beinamputation umstellen: die restlichen Beine laufen in anderer Phasenlage zueinander als beim intakten Tier. Die amputierten Beine müssen also vorher einen dauernden Einfluß auf die Koordination der anderen Beine ausgeübt haben, der wahrscheinlich von Sinnesorganen ausgeht.

Beinamputationen haben nicht nur das Fehlen dieser hypothetischen Rezeptoren zur Folge, sondern auch eine neue mechanische Situation für die restlichen Beine: jedes Bein muß nun ein größeres Gewicht tragen und einen größeren Vorschub leisten. Weder die Stärke noch die zeitliche Folge dieser auf jedes Bein rhythmisch wirkenden Einflüsse enthalten jedoch eine Information darüber, in welcher Phasenlage sich das betreffende Bein zu *bestimmten* anderen Beinen befindet. Gerade eine bestimmte Phasenlage eines Beins zu bestimmten anderen Beinen ist aber das Kennzeichen der Koordination. — Daß die Größe der vom einzelnen Bein jeweils auszuübenden Kraft in weitem Umfang ohne Bedeutung ist, kann man sehen, wenn man ein Tier mit Gewichten belastet: es ändert seine Koordination nicht.

Nach der Amputation mehrerer Beine wird außerdem die mittlere Laufgeschwindigkeit z.T. erheblich kleiner. HUGHES hat bereits darauf hingewiesen, daß der Ausfallseffekt vielleicht eine indirekte Folge dieser Änderung der Laufgeschwindigkeit ist. Diese Erklärung scheint in der Tat möglich. Nach Abb. 5 kann bereits beim intakten Tier z.B. das linke Vorderbein bei sehr geringen Geschwindigkeiten die gleiche Phasenlage zum Hinterbein einnehmen wie das Mittelbein bei hohen Geschwindigkeiten, und gerade darin besteht der Effekt der Mittelbein-Amputation! Diese Erklärung setzt allerdings eine sehr große Geschwindigkeitsverminderung voraus. Um den Einwand zu berücksichtigen, verglich ich jeweils gleiche Laufgeschwindigkeiten beim intakten und operierten Tier.

Nach den Erfahrungen aller anderen Autoren zieht die Amputation oder Autotomie der beiden Mittelbeine die auffälligsten Umstellungen in der Koordination nach sich. Deshalb benutzte ich den Effekt dieser Operation als Test für den Ausfall der gesuchten Rezeptoren. Vergleicht man die Koordination beim normalen Tier mit der Koordination nach

Verlust der beiden Mittelbeine (Abb. 6), so ergibt sich, daß sich die Phasenverschiebung zwischen gleichseitigem Vorder- und Hinterbein geändert hat. Das Vorderbein wird jetzt über den gesamten untersuchten Geschwindigkeitsbereich etwa zur gleichen Zeit abgehoben wie vorher das Mittelbein. Diese Umstellung wird also allein vom Verlust der Mittelbeine hervorgerufen und ist keine indirekte Folge der im Durchschnitt verminderten Laufgeschwindigkeit der Stabheuschrecke.

Zusätzliche Information ergab sich aus der Registrierung der Schwingungen der noch vorhandenen Mittelbeinstummel. Nimmt man die Phase der Mittelbeinstummel als Indiz für die Phase, die die ganzen Beine eingehalten hätten, dann lassen sich folgende Aussagen machen: Die Phasenverschiebung zwischen Mittel- und Hinterbein ist auch nach Mittelbein-Autotomie die gleiche geblieben. Relativ dazu hat sich die Phase der Vorderbeine verschoben. Vorderbeine und Mittelbeinstummel laufen jetzt fast im Gleichtakt, allerdings eilt das Vorderbein den Stummeln im Durchschnitt um 0,04 sec voraus. Dieses Ergebnis zeigt, daß Vorder- und Hinterbein durchaus keine gleichwertige Rolle für die Ausbildung der jeweiligen Koordination spielen, denn sonst wäre zu erwarten, daß der Rhythmus der Mittelbeinstummel ebenfalls eine neue Phasenverschiebung zum Hinterbein einnimmt. Sie müßte halb so groß sein wie die des Vorderbeins. — Hier sei noch auf eine weitere Ungleichwertigkeit der verschiedenen Beine hingewiesen, die sich bereits am Lauf des intakten Tiers zeigen läßt (Abb. 4): Der Kopplungsmechanismus der zum gleichen Segment gehörenden Beine ist anders als zwischen Beinen der gleichen Körperseite, da sich die Phasenbeziehung ipsilateral benachbarter Beine anders mit der Laufgeschwindigkeit ändert als die kontralateral benachbarter Beine.

Bei einem mittelbeinlosen Tier haben die Vorderbeine häufig die Tendenz, mit höherer Frequenz zu laufen als die Hinterbeine. Die absolute Koordination zwischen Vorder- und Hinterbein geht dann in relative über (Abb. 7, siehe v. HOLST 1935). Relative Koordination wurde bisher bei verschiedenen Insekten beschrieben (v. HOLST 1935, WENDLER 1964). Ihr Studium kann einen Einblick in das *Zusammenspiel* der Faktoren gewähren, die die Koordination der Beine im Normalfall bestimmen. Da hier jedoch die *koordinationsbestimmenden Faktoren* selbst bestimmt werden sollen, verzichtete ich auf eine ausführliche Auswertung und Beschreibung der relativen Koordination nach Ausfall von Laufbeinen.

SCHALLER (unveröffentlicht, zitiert nach v. BUDDENBROCK 1953) klebte freilaufenden Stabheuschrecken ein Papierstück so unter den Leib, daß sich die Mittelbeine daran festhalten konnten. Sobald sich die Beine am Papier festgekrallt hatten, lief das Tier mit den vier anderen allein weiter als ob die mittleren nicht vorhanden wären. Dieses Ergebnis entspricht meinen Befunden durchaus: bietet man den Mittelbeinen eine feste Plattform aus Balsaholz, so scheren sie aus der Koordination aus: die restlichen laufen wie nach Mittelbeinamputation (S. 210, Abb. 3 b, 8).

Die mechanischen Bedingungen, unter denen die Stabheuschrecken laufen, unterscheiden sich allerdings in einem wichtigen Punkt: die Beine eines *freilaufenden Tiers* können nicht in jeder beliebigen Phasenrelation zueinander schwingen, ohne das Gleichgewicht zu beeinflussen. So würde z.B. Paßgang die Stabheuschrecke zur Seite kippen lassen, wie man sich leicht an einem Querschnitt (Abb. 26) klarmachen kann. Es läßt sich zunächst nicht abschätzen, wie weit die tatsächlich beobachtete Koordination bei operierten freilaufenden Tieren durch Überlagerung möglicher Ausgleichsbewegungen kompliziert wird. Tatsächlich ist von vielen Autoren darauf hingewiesen worden, daß bei beinamputierten Insekten erst durch die zu beobachtenden Koordinationsumstellungen die Stabilität beim Laufen gewährleistet wird. Diese Schwierigkeiten werden in der Laufapparatur von vornherein umgangen, da der Abstand zwischen Tier und Unterlage fest vorgegeben ist. Das Gleichgewicht ist also unabhängig von der jeweiligen Phasenlage der Beine. Da das Ergebnis am Laufrad das gleiche ist wie bei der freilaufenden Stabheuschrecke, besteht Klarheit über die Interpretation der Koordinationsumstellungen: sie verbessern zwar das Gleichgewicht des Tiers beim Laufen, sind aber keine *Reaktion* auf die jeweilige Gleichgewichtslage, da sie auch dann auftreten, wenn das Gleichgewicht ungefährdet ist. Sie sind eine unmittelbare Folge des Ausfalls von Beinen, vermutlich also des Fehlens von Afferenzen aus den ausgeschalteten Beinen.

In einem weiteren Versuch an der Stabheuschrecke befestigte SCHALLER (unveröffentlicht, briefl. Mitt.) einen zweiarmigen Hebel mit senkrechter Drehachse am Rumpf, auf den die beiden Vorderbeine aufsetzen konnten. Jedes Bein konnte seinen Hebelarm nach vorn und hinten bewegen; zog aber das rechte Bein z.B. seinen Hebelarm nach hinten, so bewegte sich der andere nach vorn. Man könnte nun erwarten, daß die beiden Vorderbeine entsprechend ihrer normalen Bewegungsweise den Hebel alternierend nach vorn und hinten schwingen ließen. Dies trat jedoch nicht ein, sondern der Hebel stand nach einigen anfänglichen sehr schwachen Bewegungen still. Die Analyse von Filmaufnahmen ergab noch, daß die am Hebel stillgehaltenen Beine immer genau dann, wenn sie „an der Reihe gewesen wären“, ein leichtes Zittern der Kniegelenke zeigen. Sie bekommen also durchaus die passenden zentralnervös koordinierten Impulse mit.

Nach diesen Befunden setzt bereits der normale Ablauf des Schritts jedes einzelnen Beins bestimmte Afferenzen aus dem Bein selbst voraus, die in der Versuchsanordnung von SCHALLER nicht gegeben sind. Ähnlich muß die Tatsache interpretiert werden, daß die Mittelbeinstummel mit sehr kleiner Amplitude schwingen (Abb. 3c), und die seit langem bekannte Erscheinung, daß ein Bein ohne Bodenkontakt keine dem Schritt vergleichbaren Bewegungen mehr ausführt, sondern „Suchbewegungen“

meist mit viel höherer Frequenz durchführt oder in Ruhe bleibt. — In noch nicht abgeschlossenen eigenen Versuchen wurde einem Hinterbein einer auf dem Laufrad laufenden Stabheuschrecke eine Plattform geboten, die es gegen eine Feder nach hinten bewegen konnte. Das Bein wurde nun in den meisten Fällen nicht zur normalen Zeit abgehoben und drehte sich nicht nach vorn, sondern drückte die Plattform für längere Zeit nach hinten und ließ mehrere Schritte aus.

Offenbar drückt das Bein so lange nach hinten, wie die Unterlage einen Widerstand gibt. Beim normalen Lauf verschwindet dieser Widerstand, sobald das Bein weit genug nach hinten gedreht ist und muß sich in einen Zug verwandeln, da die übrigen Beine den Körper indessen weiter nach vorn schieben. PRINGLE fand nun 1939, daß campaniforme Sensillen an den Beinen von Schaben durch mechanische Spannungen in der Cuticula gereizt werden und das Bein veranlassen, stärker nach unten zu drücken. Dies muß unter annähernd isometrischen Verhältnissen, wenn das Bein also gegen einen starken Widerstand arbeitet, zu einer weiteren Erregungserhöhung führen (siehe auch PRINGLE 1961). Vielleicht verhindert ein solcher Wirkungskreis mit positiver Rückführung, der je nach dem Widerstand die Kraft erhöht, mit der das Bein nach hinten stößt, das Abheben des Beins.

Ob der Ausfall der rhythmischen Reizung der campaniformen Sensillen direkt die Umstellung der Phasenrelation der anderen Beine zur Folge hat oder ob noch andere Rezeptoren (z.B. Chordotonalorgane) beteiligt sind, bleibt ungeklärt. Nach den Versuchen in Abschnitt D 4 handelt es sich mit Sicherheit nicht um die von mir untersuchten Borstenfelder.

Diese Borstenfelder zeigen aber eine andere Leistung beim laufenden Tier: sie dämpfen die Schwingungsweite der Beine. Diese Leistung wird in Abschnitt G diskutiert.

F. Versuche am ruhenden Tier

1. Die Stellung frei hängender Beine

a) Messung der Gelenkstellungen

Subcoxalgelenk. Das Bein schwingt in diesem Gelenk nach vorn und hinten. Die Drehachse kann außerdem durch Abduktion der Coxa um etwa 5° verstellt werden. Ich ermittelte unter dem Binokular durch Hin- und Herschwenken des Beins eine mittlere Drehachse, auf die sich alle Messungen beziehen. Diese Drehachse muß während der Messung stets vertikal stehen, damit die Gelenkstellung nicht durch das Gewicht der äußeren Beinglieder beeinflusst wird. Das mit dem Rücken nach unten auf den Aluminiumstab aufgeleimte Tier wird dazu je nach Bein 35° bzw. 45° um seine Längsachse geschwenkt (Abb. 10). Für Messungen am Hinterbein muß das Tier zusätzlich 20° um seine Querachse geneigt werden (Kopf oben). Abgelesen wird der rostral gelegene Winkel zwischen Körperbegrenzung und Coxa. Da Femur und Tibia in genauer Verlängerung der Coxa liegen, kann das ganze Bein als Zeiger benutzt werden.

Die Meßeinrichtung besteht aus einer Kreisscheibe mit Winkelteilung und einer Anordnung zur Vermeidung von Parallaxefehlern beim Ablesen. Sie befindet sich unterhalb des Tiers.

Coxa-Trochanter-Gelenk. Im Coxa-Trochanter-Gelenk erfolgt die Dorsoventralbewegung des Beins. Die Drehachse steht etwa senkrecht auf der mittleren Drehachse des Subcoxalgelenks und parallel zur Achse des Femur-Tibia-Gelenks, das meist etwas gebeugt ist. Das Tier wird mit dem Rücken an einem Stab festgeleimt, der um ein Kugelgelenk schwenkbar ist. Es wird vor einem vertikal stehenden Spiegel so eingestellt, daß Femur und Tibia keinen Winkel miteinander bilden. Die Achse des Femur-Tibia-Gelenks und damit die des Coxa-Trochanter-Gelenks stehen

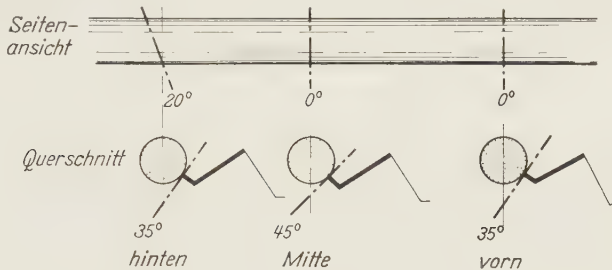


Abb. 10. Die Lage der mittleren Achse, um die sich die Coxa im Subcoxalgelenk dreht. Oben in Seitenansicht, unten im Querschnitt. Die Beine sind im Querschnitt senkrecht vom Körper abstehend gedacht

dann lotrecht. Abgelesen wird der Winkel zwischen Rumpf und Trochanter-Femur. Dieser Winkel ist unabhängig davon, ob das Bein nach vorn oder hinten geschwenkt ist, wird aber von einer Abduktion der Coxa beeinflusst. Durch die Messung wird also nicht nur eine Bewegung des Coxa-Trochanter-Gelenks, sondern auch eine geringe Dorsoventraldrehung im Subcoxalgelenk miterfaßt, durch die das Borstenfeld 3 mitgereizt wird.

Zunächst wird der Winkel an einem Bein gemessen, dann das Tier geschwenkt und am gegenüberliegenden Bein abgelesen. Die Messung wird verworfen, wenn sich die Beine während des Schwenkens bewegt haben. Damit die Unabhängigkeit aller Doppelablesungen voneinander gewährleistet ist, bewege ich die Beine nach jeder Doppelmessung mit der Hand möglichst unregelmäßig durcheinander und warte, bis sie sich neu eingestellt haben und ihre Position nicht mehr sichtbar verändern.

Bei jedem Tier wird zunächst die Stellung der Gelenke eines Beinpaars im unbehandelten Zustand gemessen. Die zweite Meßreihe erfolgt 5 bis 48 Std nachdem ein Borstenfeld an einem der beiden Beine entfernt wurde. Die Primäreffekte der Operation (S. 222) sind nach dieser Zeit abgeklungen.

b) Reizung der Borsten mit einer Nadel

Das Versuchstier ist mit dem Rücken nach unten auf einem Aluminiumstab befestigt. Es befindet sich zunächst in der typischen „Schlafstellung“, in der die Vorder- und Mittelbeine dem Körper nach vorn anliegen und die Hinterbeine nach hinten. Drückt man mit dem Finger mäßig stark auf die Abdomenspitze, so spreizen sich die Beine vom Körper ab. Sie führen keine Suchbewegungen aus, obwohl die Tarsen ohne Bodenkontakt sind. Drückt man stärker auf das Abdomen, dann beginnen die Beine plötzlich Suchbewegungen zu machen. Diese Suchbewegungen

werden nach einer Weile beendet, und die Beine sind wieder ruhig zur Seite ausgebreitet. Läßt man das Tier unbeeinflusst, so kann es eine halbe Stunde oder länger dauern, bis die Beine wieder die Schlafstellung eingenommen haben.

Das aufmontierte Tier wird mit ausgebreiteten Beinen so unter ein Binokular gebracht, daß mindestens ein Bein völlig frei beweglich bleibt. Berührt und bewegt man nun einige Borsten des Feldes 1 an diesem Bein mit einer Präpariernadel, so bewegt sich das Bein im Coxa-Trochanter-Gelenk: es dreht sich, meist ruckweise, nach unten. Diese Drehung kann je nach Dauer und Stärke des Reizes 90° betragen. Das Bein springt nach Reizende nicht sofort zurück, sondern bewegt sich sehr langsam und erreicht die Ausgangsstellung im allgemeinen nicht ganz.

Reizt man das Feld 2 mit der Nadel, so dreht sich das Bein im Subcoxalgelenk nach hinten. Nach Reizende dreht es sich ebenfalls nicht ganz in die alte Stellung zurück. — Reizung des Feldes 3 hat keinen sichtbaren Erfolg. Auch durch Berühren direkt neben den Borstenfeldern liegender Stellen kann man keine Drehung im Gelenk auslösen.

c) Die Gelenkstellungen nach Ausfall der Borstenfelder

Einfluß des Borstenfelds 2 auf die Stellung des Subcoxalgelenks. Welche Stellung ein ruhig hängendes Bein einnimmt, wird weitgehend von der Art und Stärke der Reize bestimmt, die zuvor auf das Tier eingewirkt haben. Man kann das Tier durch beidseitigen Fingerdruck auf verschiedene Körperstellen dazu veranlassen — im Rahmen der anatomischen Möglichkeiten —, jede beliebige Ruhestellung der Beine einzustellen. Abb. 11 zeigt den Winkelbereich, den die Beine dabei überstreichen (schwarze Punkte): Die Subcoxalgelenke der Vorderbeine nehmen von ihrer Schlafstellung 0° ausgehend Winkel bis zu 70° ein, die Mittelbeingelenke von 0° bis 120° . Die Hinterbeine liegen in Schlafstellung nach hinten an und bewegen sich bei stärkeren Reizen von dort aus nach vorn. Ihre vorderste Stellung beträgt 70° .

In Abb. 11 a—c sind alle Punkte um die Winkelhalbierende gruppiert. Das bedeutet, daß die beiden Beine eines Paares beim intakten Tier im Durchschnitt die gleiche Winkelstellung haben.

Einen Tag nachdem das Borstenfeld 2 des jeweils rechten Beins ab-rasiert ist, läßt sich nur noch das intakte Bein in jede beliebige Lage bringen. Das operierte Bein dreht sich stets verhältnismäßig schnell weiter nach vorn. Das Mittelbein steht nach einiger Zeit fast immer in Nullstellung, also dem Körper nach vorn angelegt, ganz gleich, wie weit das gegenüberliegende intakte Mittelbein vom Körper abgespreizt ist. — Das operierte Vorderbein liegt zwar nicht immer nach vorn an, ist aber stets weiter nach vorn gedreht als das intakte.

Auch bei den Hinterbeinen ist die Ruhelage des operierten Beins extrem weit nach vorn geschoben. Das Bein kann außerdem noch die Schlafstellung einnehmen, also nach *hinten* anliegen. Sobald das Tier aber ein wenig erregt ist, dreht sich das operierte Bein sofort nach vorn. Tabelle 2 faßt Messungen an 15 Tieren zusammen (je Beinpaar 5 Tiere). Ich führte an jedem Beinpaar Vergleichsmessungen durch und zwar 10 vor und 10 nach Entfernen des Borstenfelds 2 am rechten oder linken Bein. Im Gegensatz zu den vorhergegangenen Messungen bemühte ich mich nicht, durch Reizung des Tiers extreme Beinstellungen mitzufassen. Das Ergebnis ist bei allen drei Beinpaaren ähnlich: Die Ruhestellung des operierten Beins wird stets sehr weit nach vorn

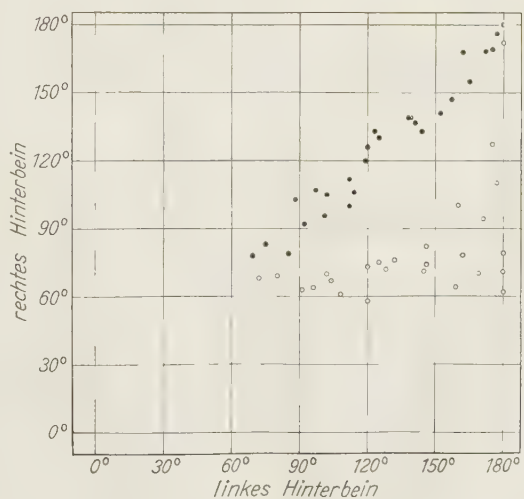
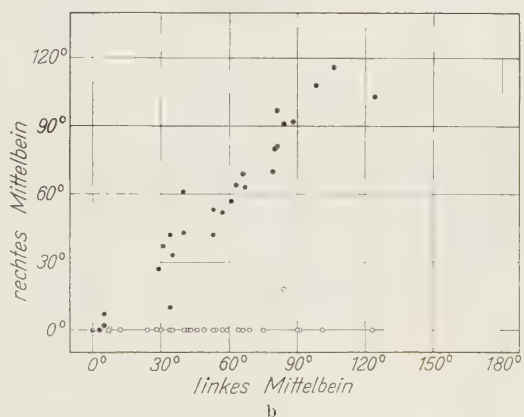
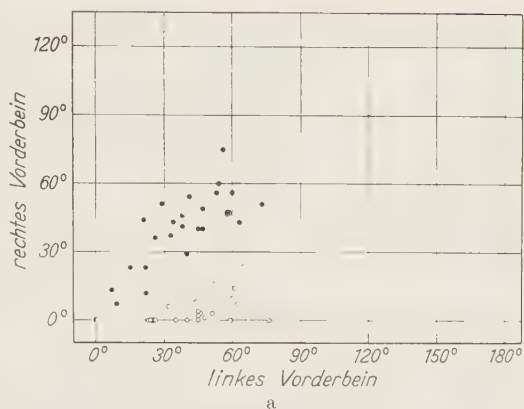
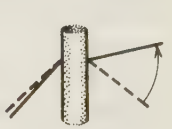


Abb. 11 a—c. Der Winkel nach vorn zwischen Coxa und Körper eines rechten Beins (Ordinate) gegen den des gegenüberliegenden linken Beins (Abszisse) aufgetragen. Punkte: intaktes Tier; Kreise: dasselbe Tier, 1 Tag nachdem das Borstenfeld 2 des rechten Beins entfernt worden ist. a—c stammen von je einem Tier: a Vorderbeine; b Mittelbeine; c Hinterbeine

Tabelle 2. *Borstenfeld 2 einer Seite rasiert. Subcoxalgelenk geprüft*

	Stellung des					
	Vorderbeins		Mittelbeins		Hinterbeins	
	vor	nach	vor	nach	vor	nach
	der Rasur		der Rasur		der Rasur	
Behandelte Seite	36	3	68	1	129	78
Unbehandelte Seite . . .	33	34	65	61	134	138
Differenz	- 34 $p \leq 0,001$		- 63 $p \leq 0,001$		- 55 $p \leq 0,001$	
Ergebnis in Skizzenform						

Der Winkel zwischen Coxa und der rostral der Coxa gelegenen Rumpfbegrenzung wurde gemessen. Das unbehandelte Bein steht immer auf der linken Seite der Skizze. Die Operation erfolgte indessen teils am rechten, teils am linken Bein. Die Zahlen geben die Stellung des Gelenks in Winkelgraden an. Jede Zahl ist der Mittelwert aus je 10 Messungen an 5 Tieren. Differenz heißt: Unterschied der Stellung der beiden gegenüberliegenden Beine im intakten Zustand minus Unterschied nach der Operation. p ist die Wahrscheinlichkeit, daß diese oder eine größere Differenz zufällig auftritt

Tabelle 3. *Borstenfeld 1 einer Seite rasiert. Coxa-Trochantergelenk geprüft*

	Stellung des					
	Vorderbeins		Mittelbeins		Hinterbeins	
	vor	nach	vor	nach	vor	nach
	der Rasur		der Rasur		der Rasur	
Behandelte Seite	0	21	20	70	7	52
Unbehandelte Seite . . .	0	1	20	21	6	4
Differenz	+ 20 $p \leq 0,001$		+ 49 $p \leq 0,001$		+ 47 $p \leq 0,001$	
Ergebnis in Skizzenform						

Gemessen wurde der Winkel zwischen Rumpf und Trochanter-Femur. Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 2.

verlagert. Mittel- und Vorderbein liegen im Durchschnitt fast dem Körper an. Das operierte Hinterbein steht 55° vor dem intakten.

Ich beobachtete einige Tiere noch einen Monat nach der Operation. Während dieser Zeit war keine wesentliche Änderung des Operationseffekts zu bemerken.

Einfluß des Borstenfelds 1 auf die Stellung des Coxa-Trochantergelenks. Die Zahl der Messungen und verwendeten Tiere gleicht der von

Tabelle 4. *Borstenfeld 3 einer Seite rasiert. Subcoxalgelenk geprüft*

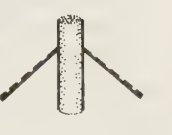
	Stellung des					
	Vorderbeins		Mittelbeins		Hinterbeins	
	vor	nach	vor	nach	vor	nach
	der Rasur		der Rasur		der Rasur	
Behandelte Seite . . .	32	31	67	71	129	130
Unbehandelte Seite . .	36	34	69	72	131	132
Unterschied nach Rasur minus	+ 1		+ 1		0	
Unterschied vor Rasur	$p = 0,4$		0,75		—	
Ergebnis in Skizzenform						

Tabelle 5. *Borstenfeld 3 einer Seite rasiert. Coxa-Trochantergelenk geprüft*

	Stellung des					
	Vorderbeins		Mittelbeins		Hinterbeins	
	vor	nach	vor	nach	vor	nach
	der Rasur		der Rasur		der Rasur	
Behandelte Seite . . .	1	2	17	9	3	9
Unbehandelte Seite . .	0	1	18	12	2	4
Unterschied nach Rasur minus	0		— 2		+ 4	
Unterschied vor Rasur	$p = —$		0,5		0,025	
Ergebnis in Skizzenform						

Tabelle 2. Jetzt wurde das Borstenfeld 1 im Coxa-Trochanter-Gelenk entfernt und einen Tag später die Stellung dieses Gelenks gemessen. Das Ergebnis ist wiederum bei allen Beinen im Prinzip gleich (Tabelle 3). Das Trochanter-Femur des operierten Beins ist, verglichen mit dem des intakten Beins, sehr stark nach dorsal gedreht. Der Effekt ist bei den Vorderbeinen schwächer ausgeprägt als bei den beiden hinteren Paaren, bei denen der Winkel zwischen der Verlängerung der Coxa und Trochanter-Femur bei einzelnen Messungen größer als 90° ist.

Der Einfluß des Borstenfelds 3 auf die Stellung des Subcoxal- und Coxa-Trochanter-Gelenks. Das Borstenfeld 3 wird von Bewegungen im Subcoxalgelenk gereizt, und zwar am stärksten von einer Bewegung des Beins gleichzeitig nach vorn und oben. Weil beide Bewegungsrichtungen an der Reizung beteiligt sind, prüfte ich die Stellung des Subcoxalgelenks

und des Coxa-Trochanter-Gelenks. Ein eventueller Einfluß auf die Dorsoventralstellung des Subcoxalgelenks wird durch die Messung am Coxa-Trochanter-Gelenk miterfaßt (s. Methodik). Das Ergebnis ist den Tabellen 4 und 5 zu entnehmen (Zahl der Tiere und Messungen wie bei Tabelle 2 und 3): Der Verlust des Borstenfelds 3 beeinflußt weder die Stellung des Subcoxalgelenks noch die des Coxa-Trochanter-Gelenks.

d) Postoperative Effekte

Die Abschnitte b und c gaben eine Beschreibung der Gelenkstellungen 5 bis 48 Std nach der Operation. Wie verhalten sich die Beine unmittelbar nach der Operation?

Das operierte Bein steht sofort nach dem Verlust des Borstenfelds 2 meist extrem weit nach *hinten*; läßt man das Tier nun unbehelligt mit dem Rücken nach unten auf den Stab geklebt liegen, so kann man beobachten, wie das Bein gelegentlich mit kleinen Rucken von hinten über die dem Bein der Gegenseite entsprechende Stellung hinaus langsam nach vorn wandert. Diese Wanderung der Ruhelage kann Minuten bis zu einer Stunde dauern. Die entsprechenden Beobachtungen kann man nach Entfernen des Borstenfelds 1 machen: das Bein ist oft extrem gestreckt, wobei das Coxa-Trochanter-Gelenk nach unten durchgedrückt ist. Es dreht sich mit dem Abflauen des Operationseffektes langsam nach oben.

e) Bewegungen des operierten Beins bei unspezifischen Reizen

Im Abschnitt c wurde bereits gezeigt, daß man die Stellung der intakten Beine durch Reizung an anderen Körperstellen beeinflussen kann. Will man z.B. die Mittelbeine gleichzeitig nach vorn bewegen, so braucht man nur links und rechts hinter den Beinen mit zwei Fingern auf den Körper zu drücken. Die Beine schwingen wieder nach hinten, wenn man *davor* auf den Körper drückt. Der Ausschlag wird bei stärkerem Druck größer.

Ein Bein ohne Feld 2 und das gegenüberliegende intakte Bein verhalten sich in dieser Situation recht verschieden. Der Ausschlag des operierten Beins ist nach vorn und hinten stets wesentlich größer als der des intakten. Man kann nun den Fingerdruck so schwach bemessen, daß das intakte Bein in Ruhe bleibt und sich nur das operierte bewegt. Das operierte Bein kann auch bei anderen unspezifischen Reizen wie z.B. Beschatten der Augen kleinere Ausschläge machen, ohne daß sich das intakte rührt.

Diese Versuche werden am besten gleich anschließend an die Operation durchgeführt, während die Ruhestellung des Beins nach vorn wandert. Aber auch später, nachdem die postoperativen Effekte völlig abgeklungen sind, sind bei stärkeren Reizen die Ausschläge des operierten Beins stärker als die aller intakten.

2. Stellungsänderungen der Beine stehender Tiere unter Belastung

a) Methode

Das Prinzip der Methode besteht darin, daß beim stehenden Tier entweder der Körper relativ zu den Tarsen oder die Tarsen eines oder mehrerer Beine relativ zum Körper mit einer definierten Kraft verschoben werden. Diese Kraft wirkt in Richtung der Hoch-, Längs- oder Querachse des Tieres. Der bewegte Teil des Tieres ist mit einem Hebelarm verbunden, der die Kraft überträgt.

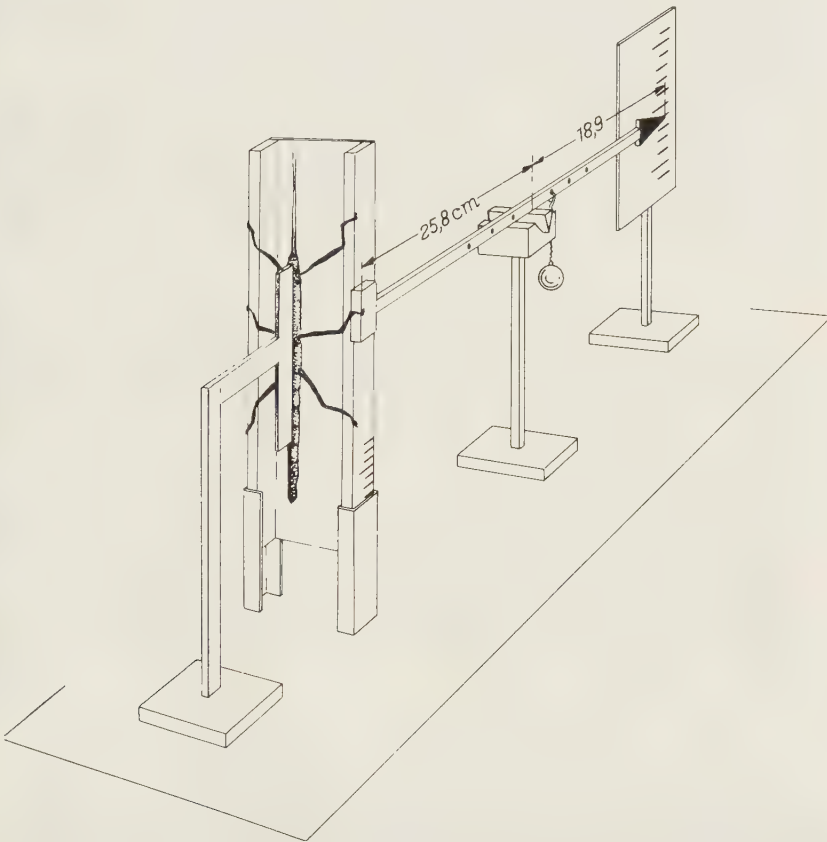


Abb. 12. Versuchsanordnung zum Belasten der Beine, schematisch. Erläuterungen im Text

Dieses Prinzip wandte ich für alle Belastungsversuche in mannigfachen Abwandlungen an. Sie sind jeweils als Skizzen den entsprechenden Diagrammen beigefügt. Als Beispiel diene die in Abb. 12 dargestellte Apparatur: Das Versuchstier wird mit dem Rücken an einem Halter befestigt. Fünf seiner Beine stehen auf einer Schiene aus Balsaholzbrettchen. Der Abstand der Außenkanten der Brettchen, d.i. gleichzeitig der Abstand der Prätarsen gegenüberliegender Beine, beträgt 3 cm. Der Abstand der Körperunterseite von der Tarsenebene ist 1 cm, wenn nicht anders angegeben. Die Längsachse des Tieres steht lotrecht. In dieser Richtung ist auch die Schiene von Hand über eine in der Abbildung nicht sichtbare Rändelschraube zu bewegen. Man kann also die sich im weichen Balsaholz festkrallenden Tarsen relativ zum Körper rostrad und caudad verschieben.

Das sechste Bein, meist das rechte Mittelbein, hat sich am Ende eines 25,8 cm langen Waagebalkens festgekrallt. Der Waagebalken ist ein Aluminiumstab, der an der zum Tier zeigenden Seite mit Balsaholz für die Tarsen beklebt ist. Die Waage dreht sich um eine Achse mit Spitzenlagerung. Man kann in verschiedenen Abständen vom Drehpunkt Gewichte anhängen und abheben.

Das rechte Mittelbein wird so auf das Ende des Waagebalkens gesetzt, daß es genau senkrecht vom Körper absteht, wenn der Balken waagrecht steht. Die übrigen Beine sind immer in der gleichen *Grundhaltung* aufgesetzt: Das Mittelbein steht senkrecht vom Körper ab. Das Vorderbein setzt 2,5 cm vor den Mittelbeintarsen auf, das Hinterbein 2,0 cm dahinter. Diese Abstände entsprechen den von normal großen Tieren meiner Zucht häufig eingenommenen Stellungen.

Die Tarsen beschreiben bei jeder Auslenkung der Waage eine Kreisbahn. Damit die Abweichung dieser Bahn von einer Geraden möglichst gering wird, wurde der Radius des Kreises, d.i. der Abstand der Tarsen von der Waagedrehachse, groß gewählt. Dadurch wird die Masse und damit das Trägheitsmoment der Waage erhöht. Das große Trägheitsmoment verformt den Zeitverlauf jeder Bewegung. Es hat aber keinen Einfluß auf die nachfolgend beschriebenen Messungen, da sie nur die Stellung des Systems im Gleichgewicht betreffen.

b) Die Stellungshysteresis des intakten Beins

Eine sehr auffällige Eigenschaft ruhig stehender Stabheuschrecken ist die Kraft, mit der sie sich entgegenstemmen, wenn man ihren Körper in eine beliebige Richtung zu verschieben sucht.

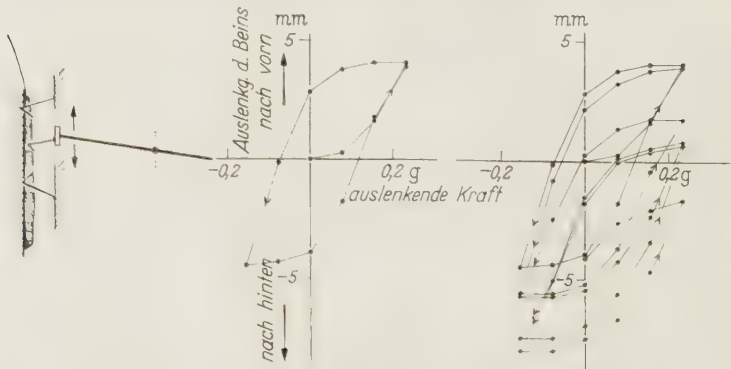


Abb. 13. Die Stellung eines rechten Mittelbeins als Funktion einer nach vorn und hinten gerichteten, auf die Tarsen wirkenden Kraft. Abszisse: auslenkende Kraft in g. Ordinate: die Auslenkung der Tarsen von der Grundstellung in mm. Das Bein steht in der Grundstellung senkrecht vom Körper ab. Die Höhe der Tierunterseite vom Tarsenfußpunkt beträgt 1 cm. Die Belastung wurde in zweiminütigem Abstand erhöht bzw. erniedrigt.

Drückt man ein auf einer waagerechten Fläche stehendes Tier mit dem Finger nach unten und hebt die Belastung nach einiger Zeit wieder auf, so stemmt es sich nicht wieder bis zur ursprünglichen Höhe nach oben, sondern um einen meist kleineren Betrag¹. Die entsprechende

¹ Dieser Umstand macht es möglich, ein auf dem Waagebalken stehendes Bein vor der Messung stets in die gleiche Ausgangsstellung zu bringen (z. B. Abb. 15).

Beobachtung kann man machen, wenn man einzelne Beine relativ zum Rumpf auslenkt. Mißt man ihre Stellung gegenüber dem Rumpf als Funktion aufsteigender und absteigender Belastung, so ergibt sich eine Stellungshysteresis.

Die Hysteresis ist bei einer Auslenkung des rechten Mittelbeins nach vorn und hinten verhältnismäßig großflächig (Abb. 13): die Belastung geht wenig über 0,2 g, also $\frac{1}{6}$ des Körpergewichts, hinaus. Wenn diese Belastung vollständig rückgängig gemacht ist, beträgt die Rückdrehung des Beins nur etwa $\frac{1}{3}$ der Maximal-Auslenkung. Bei mehreren nacheinander durchgeführten Belastungs- und Entlastungsreihen verschiebt sich die Lage der Hysteresis (Abb. 13, rechts) meist langsam nach hinten, ohne ihre Fläche wesentlich zu verändern.

Als Beispiel für eine Auslenkung nach oben und unten diene die Belastung eines rechten Hinterbeins (Abb. 14). Die Hinterbeine haben bei einem waagrecht stehenden Tier wegen des weit nach hinten ragenden, schweren Abdomens wesentlich mehr Gewicht zu tragen als die Mittel- und Vorderbeine. Die Auslenkung eines Hinterbeins ist dementsprechend im Versuch selbst bei hohen Belastungen gering, die Fläche der Hysteresis außerdem klein.

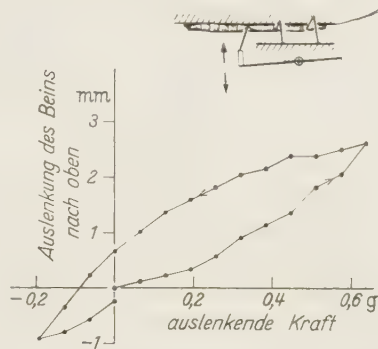
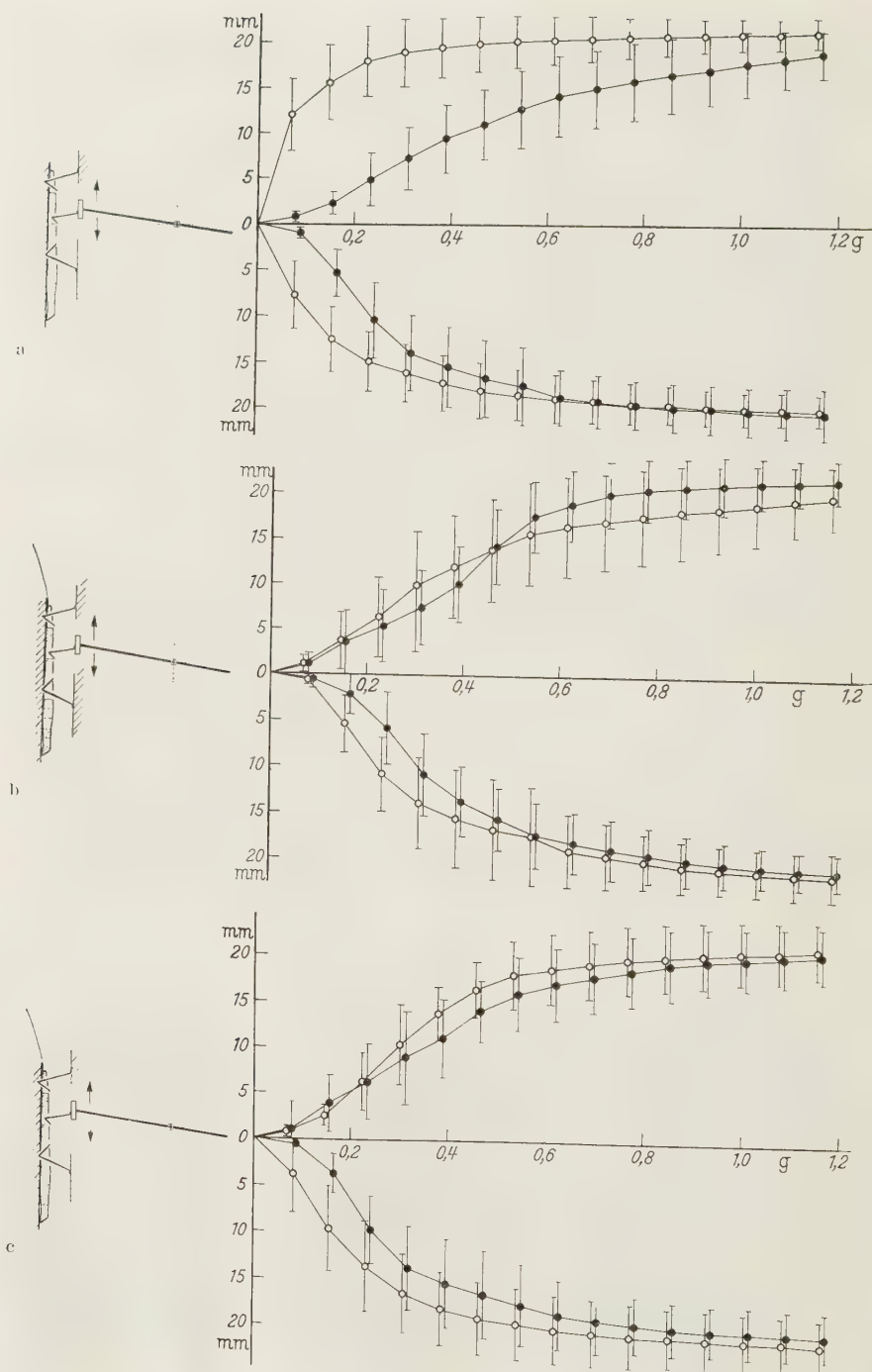


Abb. 14. Die Stellung eines rechten Hinterbeins als Funktion einer nach oben und unten auf die Tarsen wirkenden Kraft. Abszisse: auslenkende Kraft in g. Ordinate: Auslenkung der Tarsen nach oben bzw. unten. Beim Ordinatenwert 0 beträgt die Höhe der Körperunterseite über den Tarsen 1 cm. Die Tarsen des ausgehenden Beins stehen 2 cm hinter den Tarsen des senkrecht vom Körper abstehenden Mittelbeins. Die Belastung wurde in zweiminütigem Abstand erhöht bzw. erniedrigt

c) Einfluß der Borstenfelder auf die Beinstellung unter Belastung

Auslenkung eines Beins in rostro-caudaler Richtung. Die Versuchsanordnung ist bereits in Abb. 12 dargestellt. Die Schiene, auf der 5 Beine stehen, bleibt unbewegt. Die Lage dieser Beine relativ zum Körper ist also während des Versuchs konstant. Das rechte Mittelbein wird zunächst durch Belastung einer Balkenseite nach vorn (Abb. 15 nach oben) und dann durch Belastung der anderen nach hinten ausgelenkt. Es werden 15 gleich große Gewichte benutzt, die, in einminütigem Abstand aufgelegt, die auslenkende Kraft kumulierend vergrößern.

Wie Abb. 15a zeigt, setzt das rechte Mittelbein einer nach vorn auslenkenden Kraft wenig Widerstand entgegen, wenn das Borstenfeld 2 entfernt ist (Kreise). Es hat schon nach einigen Gewichten die Endstellung erreicht, bei der das Bein völlig ausgestreckt ist (Auslenkung etwa 2 cm). Das intakte Bein (Punkte) entwickelt dagegen eine Gegenkraft, die auch noch größeren Belastungen das Gleichgewicht hält. Der



Unterschied beider Kurven ist bis zu hohen Gewichten gesichert; danach streben beide Kurven der gemeinsamen Endstellung entgegen. Lenkt man ein Bein nach hinten aus, so ergibt sich ein ähnliches Bild; der Unterschied beider Kurven ist aber nur für die beiden ersten Belastungen gesichert und ist auch bei weitem nicht so groß wie bei der Auslenkung nach vorn.

Bei den Kontrollen (Abb. 15b, siehe auch Methodik S. 202) ist kein gesicherter Unterschied zwischen intaktem und operiertem Bein (s. Ausschaltmethode S. 202) festzustellen, obwohl das operierte Bein bei kleinen Belastungen nach hinten etwas nachgiebiger zu sein scheint. Diese Kontrollen zeigen außerdem, daß ein Operationseffekt nicht dadurch vorgetäuscht werden kann, daß das Bein in der zweiten Belastungsreihe von vornherein den Gewichten stärker nachgibt, weil die extremen Belastungen der ersten Reihe das Bein geschädigt haben.

Rasiert man das Borstenfeld 3 des rechten Mittelbeins ab, so ist bei Auslenkung nach vorn ebenfalls keine Änderung gegenüber dem Normalverhalten zu beobachten (Abb. 15c). Nur die Auslenkung nach hinten ergibt einen schwachen, nicht gesicherten Unterschied. Im Gegensatz zu den Kontrollen liegen bereits die ersten Punkte vom Normalbein und operiertem Bein weit auseinander, so daß ich diesen Bereich kleinerer Belastungen noch einmal genauer testete.

Ich registrierte die Auslenkung des rechten Mittelbeins nach vorn und hinten bei insgesamt 31 Tieren bei einer bestimmten auslenkenden Kraft (0.155 g), die in diesem Fall jeweils 2 min einwirkte (Tabelle 6).

Tabelle 6. *Auslenkung des rechten Mittelbeins als Funktion einer nach vorn und hinten gerichteten Kraft. Erläuterungen im Text*

Auslenkung in mm	n = 20		Unter- schied	n = 11		Unter- schied	Unterschied bei Operierten minus Unterschied bei Kontrollen
	vor	nach		vor	nach		
	Abrasieren von Bf3			Kontrolloperation			
nach vorn	1,8	1,7	−0,1	1,1	0,9	−0,2	0,1 $p = 0,75$
nach hinten	1,7	3,1	+1,4	3,1	3,0	−0,1	1,5 $p = 0,2$

Abb. 15a—c. Die Auslenkung der rechten Mittelbeintarsen nach vorn und hinten als Funktion der in Richtung Tierlängsachse wirkenden Kraft. Ordinate: Auslenkung von der Grundstellung aus (Bein steht senkrecht zur Tierlängsachse vom Körper ab) in mm. Abszisse: in einminütigem Abstand um die Einheit 77,5 mg erhöhte Belastung. Abgelesen wird jeweils kurz vor Auflegen der neuen Gewichts-Einheit. ● intaktes Tier; ○ operiertes Tier. Jede Kurve stammt von 10 Tieren (je eine Meßreihe). a Vergleich zwischen Auslenkungen vor und 1 Tag nach Abrasieren des Borstenfeldes 2. b Vergleich zwischen Auslenkungen vor und 1 Tag nach einer Kontrolloperation, z. T. bei Bf 2 und 3. c Vergleich zwischen den Auslenkungen vor und 1 Tag nach Verlust des Borstenfeldes 3. Die senkrechten Striche kennzeichnen den 3fachen mittleren Fehler des Mittelwerts. Die Punkte sind etwas gegeneinander verschoben, damit die Länge der Striche deutlich sichtbar wird

Bei Auslenkungen nach vorn besteht kein Unterschied zwischen den 20 am Borstenfeld operierten Tieren und 11 Kontrollen ($p = 0,75$). Bei Auslenkung nach hinten geben die operierten Beine zwar im Durchschnitt stärker nach als intakte; der Unterschied zu den Kontrolltieren ist aber nicht signifikant.

Die eben beschriebenen Versuche ergeben insgesamt, daß das Borstenfeld 2 den Widerstand, den das rechte Mittelbein einer nach vorn und hinten wirkenden Kraft entgegensetzt, verstärkt. Bei Auslenkung nach vorn ist die Verstärkung in jeder Beinstellung wirksam. Bei Auslenkung nach hinten scheint diese Verstärkung nur in der Nähe der Ausgangsstellung wirksam zu sein. Der Grund für diese „Asymmetrie“ liegt vermutlich nicht in der Grenze des Ansprechbereiches des Borstenfeldes, denn ein Teil seiner Borsten ist auch bei stärkeren Auslenkungen nach hinten noch abgebogen. Ursache ist wahrscheinlich die Drehendenz des Beins nach vorn, die nach Verlust des Borstenfelds 2 auftritt und sich der von außen wirkenden Kraft überlagert. Sie führt zu einer Verstärkung der Auslenkung nach vorn und einer Verringerung der Auslenkung nach hinten. Die Ausgangslage des operierten Beins kann nur wegen der im vorigen Abschnitt beschriebenen mechanischen Eigenschaften des Systems eingestellt werden. Sie ist nicht mehr wie beim intakten Bein als „Ruhelage“ des Systems zu bezeichnen (vgl. S. 233).

Für das Borstenfeld 3 konnte eine entsprechende Leistung wie für Feld 2 nicht gesichert nachgewiesen werden (Abb. 15 c).

Kompensation der Ausfalleffekte. Der Operationseffekt scheint auch nach langer Zeit nicht kompensiert zu werden. Abb. 16 zeigt Meßreihen von einem Tier mit intaktem rechtem Mittelbein und 2 sowie 35 Tage nach Verlust des Borstenfelds 2.

Auslenkung der Beine in dorsoventraler Richtung. Das Tier hängt jetzt, mit dem ganzen Rücken fixiert, am Ende eines 20 cm langen Waagebalkens quer zum Balken (Abb. 17). Seinen 6 Beinen wird in 2 cm Abstand von der Körperunterseite die Schiene zum Festhalten geboten. Jedes auf die Tierseite des Balkens gelegte Gewicht drückt das Tier nach unten gegen die die Tarsen unterstützende Schiene.

Durch die Auf-Ab-Bewegung des Beins wird im wesentlichen das Borstenfeld 1 gereizt. Seine Leistung wurde auf folgende Weise ermittelt (Abb. 17): Das Tier steht zunächst ohne Belastung, d.h. auch sein eigenes Körpergewicht ist kompensiert. Es wird nun mit in einminütigem Abstand verstärkter Kraft nach unten gedrückt, bis die Körperunterseite die Höhe der Tarsen erreicht hat oder bis zu 1 cm in die Rinne hineingesunken ist (alle unterhalb der Tarsenhöhe liegenden Punkte sind auf der Abszisse eingezeichnet). Abb. 17 zeigt, wie sich das Tier bei steigender Belastung verhält: es gibt dem Druck kaum nach und hat

sich bei 6 g Belastung, das ist das 4–5fache des eigenen Körpergewichts, erst um etwa 0,5 cm gesenkt. Bei höherer Belastung sinkt das Tier aber sehr schnell zu Boden.

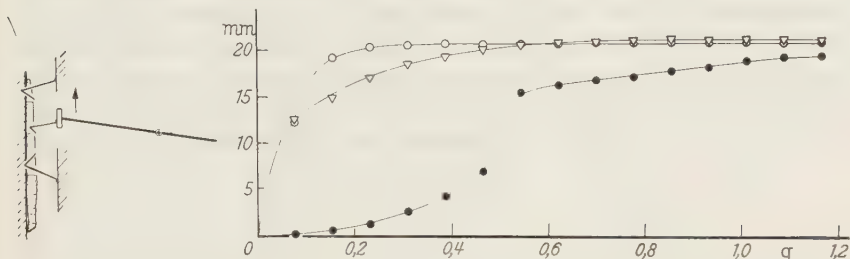


Abb. 16. Auslenkung des rechten Mittelbeins in mm (Ordinate) als Funktion einer nach vorn auslenkenden Kraft (Abszisse, in g). Punkte: normales Tier; Dreiecke: zwei Tage nach Verlust des Borstenfeldes 2 des rechten Mittelbeins. Kreise: 1 Monat später. Der Sprung beim normalen Bein zwischen 6. und 7. Punkt erfolgte, weil die Tarsen ein wenig verrutschten. 1 Tier

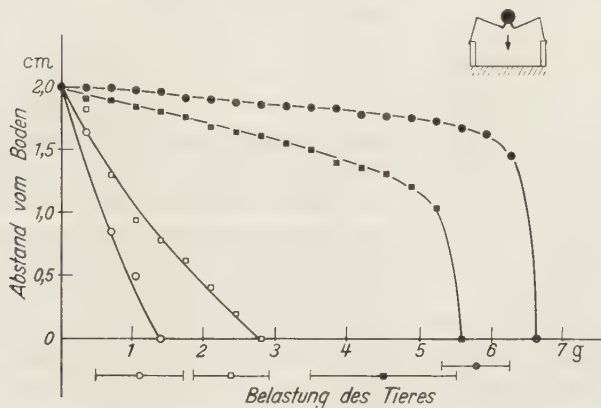


Abb. 17. Die Höhe der Körperunterseite (in cm, Ordinate) als Funktion der Belastung der Beine (in g, Abszisse). Das Tier wurde in einminütigem Abstand mit zusätzlichen Gewichten belastet (Einheit: 0,35 g). Kurz zuvor wurde jeweils die zur vorhergehenden Belastung gehörende Bodenhöhe abgelesen. Die Kurven stammen von einem einzigen Tier und sind in der Reihenfolge 1 bis 4 aufgenommen. ● Normales Tier, □ die Abbiegung der Sinneshaare aller 6 Trochanterfelder ist durch einen Überzug aus wasserlöslichem Leim behindert, ■ der Leim ist aufgelöst; ○ die 6 Trochanterfelder sind entfernt. Die Punkte unterhalb der Abszisse sind Mittelwerte von 10 Tieren, dazu der 3fache mittlere Fehler des Mittelwerts. Gemittelt wurde jeweils die Lage des letzten Punkts jeder Kurve vor Erreichen der Nulllinie

Danach wird das Tier von der Waage abgenommen. Unter dem Binokular werden jetzt die Borsten der 6 Trochanterfelder bis zur Spitze in Syndetikon (wasserlöslicher Knochenleim) eingebettet. Nach 1 Std ist der Leim hart und das Tier kann wiederum geprüft werden (leere Quadrate). Der Einbettungseffekt ist überraschend groß: das Tier gibt bereits bei schwacher Belastung nach und hat im Mittel bei 2,4 g die Tarsenebene erreicht. Die Kurve hat nicht nur eine andere Lage als die des intakten

Tiers, sondern auch eine ganz andere Form, weil das Tier nicht bis zu höheren Belastungen Widerstand leistet und dann plötzlich zusammenbricht.

Der Leim über den Borstenfeldern wird mit Wasser aufgelöst und anschließend entfernt. Sofort danach wird wieder gemessen: jetzt muß sich zeigen, wie stark die Borsten durch die Einbettung geschädigt waren. Die Kurve hat wieder die gleichen Merkmale wie die erste Belastungskurve. Die letzten Punkte vor dem plötzlichen Absinken sind nicht gesichert verschieden. — Anschließend werden die 6 Borstenfelder 1

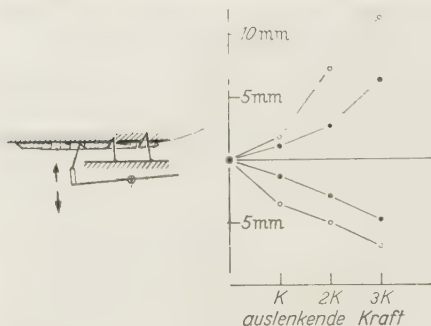


Abb. 18

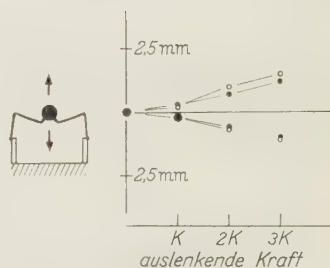


Abb. 19

Abb. 18. Abstand der rechten Hinterbeintarsen vom Körper in Abhängigkeit von der auslenkenden Kraft. $K = 0,35$ g. Punkte: intaktes Bein; Kreise: das Borstenfeld 1 ist mit Leim (Syndetikon) überklebt. Beim Ordinatenwert 0 sind die Tarsen 1 cm vom Körper entfernt. Zahl der Tiere: 6

Abb. 19. Die Höhe des Körpers über den Tarsen als Funktion der Belastung. Punkte: intaktes Tier; Kreise: alle 6 Borstenfelder 3 sind entfernt. $K = 0,867$ g. Zahl der Tiere: 10. Ausgangslage: Abstand zwischen Körperunterseite und Tarsen 1 cm

abasiert und 1 Tag später wieder gemessen. Das Tier setzt der Belastung nun noch weniger Widerstand entgegen als mit lediglich eingebetteten Borstenfeldern.

Die Belastung führte in diesem Versuch zu einer Verminderung des Abstands Körper—Tarsen. Das Borstenfeld 1 spielt aber auch bei einer Vergrößerung dieses Abstandes eine Rolle. Abb. 18 zeigt das Ergebnis eines Versuchs, in dem der Abstand zwischen Rumpf und Tarsen von 5 Beinen festgelegt war. Das sechste Bein, das rechte Hinterbein, wurde nach oben bzw. unten ausgelenkt. Dieser Versuch wurde nicht wie die vorhergehenden mit kumulierender Belastung durchgeführt. Das Bein wurde zunächst unbelastet in die Ausgangslage (1 cm Abstand zwischen Körperunterseite und Tarsen) gebracht und dann mit einem Gewicht belastet. Nach 2 min wurde abgelesen und das Bein anschließend wieder unbelastet in die Ausgangsstellung gebracht. Darauf Belastung mit doppeltem Gewicht usw. Dieses Programm wurde zunächst beim intakten Bein durchgeführt (Punkte). Danach bettete ich das Borstenfeld 1 des rechten Hinterbeins in Syndetikon ein und prüfte wieder (Kreise). Das Bein wird jetzt bei jedem Gewicht ein und prüfte wieder

stärker ausgelenkt als das intakte Bein, der Unterschied ist für alle Gewichte gesichert. Das Borstenfeld 1 verstärkt also den Widerstand des Beins gegen Auslenkungen in beiden Richtungen: nach oben und nach unten.

Die Leistung des Borstenfeldes 3. Eine Auslenkung der Beine in Dorsoventralrichtung kann auch zu einer Reizung des Borstenfeldes 3 führen, da das Subcoxalgelenk eine kleine Dorsoventralbewegung erlaubt. Ich prüfte deshalb die Bedeutung des Feldes 3 für die Widerstandskraft der Beine bei Belastungen in Dorsoventralrichtung. Gemessen wurde die Bewegung des gesamten Tiers nach oben und unten gegen alle 6 Tarsen (Abb. 19). Es ergab sich kein gesicherter Unterschied zwischen der Auslenkung der intakten (Punkte) und operierten Tiere (Kreise).

Die Leistung der Borstenfelder 1 und 2 bei Auslenkungen des Tieres in alle Körperrichtungen. In einem abschließenden Versuch sollte die Wirksamkeit der Borstenfelder 1 und 2 für Auslenkungen des Tieres in alle Hauptrichtungen unter gleichen Bedingungen verglichen werden. Ich bewegte daher je 6 Tiere in die Hauptkörperrichtungen (Abb. 20) mit drei verschiedenen Gewichten. Das durchschnittliche Tiergewicht beträgt 1,2 g und liegt zwischen K und $2K$. Vergleicht man die Auslenkung des normalen Tieres bei diesem Gewicht mit der Verschiebung, die das Tier ohne Borstenfelder 1 und 2 erfährt, so ergibt sich im Mittel für alle 6 Richtungen: das operierte Tier wird 2,3mal so weit ausgelenkt wie das intakte. Der Unterschied ist am stärksten, wenn man das Tier ventrad drückt (Auslenkung operiert zu Auslenkung intakt = 4,8:1). Er ist auffällig höher als der Unterschied bei Auslenkung in die entgegengesetzte Richtung nach oben. Ähnlich unsymmetrische Verhältnisse findet man bei rostrocaudaler Auslenkung: die Operation wirkt sich bei allen Körperbewegungen nach hinten stärker aus als nach vorn.

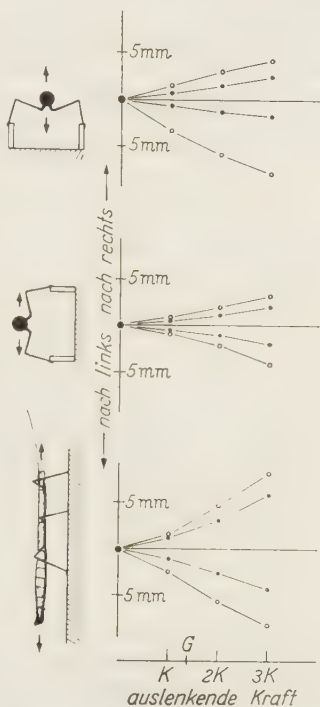


Abb. 20. Die Auslenkung des Tierkörpers von der Ausgangslage als Funktion der auf ihn wirkenden Kräfte. Die Auslenkung erfolgte oben: dorsad und ventrad; Mitte: nach rechts und links; unten: rostrad und caudad. ● normales Tier; ○ die Borstenfelder 1 und 2 aller 6 Beine sind abrasiert. $K = 0,867$ g. Die Auslenkung des Körpers wird stets 2 min nach Beginn der Belastung abgelesen. Danach wird das Tier ohne Belastung (dabei ist das eigene Körpergewicht kompensiert) wieder in die Ausgangslage zurückgebracht und anschließend mit dem nächsthöheren Gewicht belastet. Zahl der Tiere: 6 je Versuch in einer Achsenrichtung

Der stärkere Unterschied ist in beiden Fällen bei der Bewegung zu beobachten, die die Borsten des Feldes 1 bzw. 2 normalerweise abbiegt.

d) Der Einfluß der Borstenfelder auf die mechanischen Eigenschaften des Skelettmuskelsystems

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuche haben ergeben, daß die Dehnbarkeit (dl/dK) der gesamten Gelenkmuskulatur zunimmt.

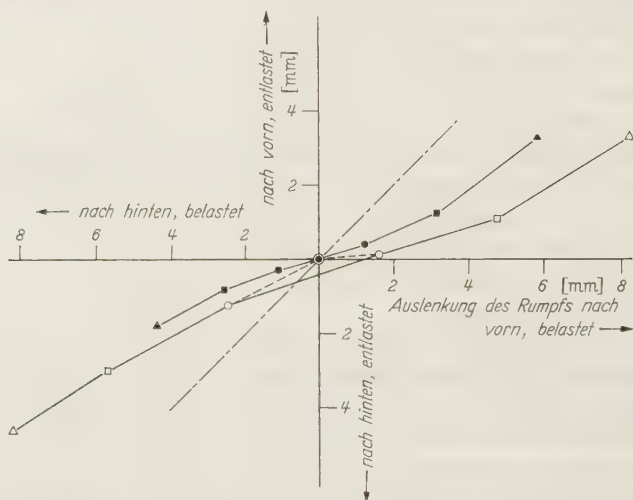


Abb. 21. Die Auslenkung des entlasteten Tiers als Funktion der Auslenkung bei Belastung. Jeder Punkt ist ein Mittelwert von 6 Tieren (je 1 Messung). Kreise: Belastung 2 K, Quadrate: Belastung 3 K, Dreiecke: Belastung 4 K; $K = 0,867$ g. Die vollen Symbole stammen von normalen Tieren, die offenen von denselben Tieren, einen Tag nachdem sämtliche Bf 1 und 2 entfernt waren. Programm: wie in Abb. 20. Die Werte vom entlasteten Tier wurden 1 min nach der Entlastung abgelesen

wenn das im gleichen Gelenk liegende Borstenfeld entfernt ist. Beeinflußt das Borstenfeld nun auch den Betrag, um den sich ein Bein zurückdreht, wenn es nach einer Belastung wieder entlastet wird? Ich verglich die Stellung ganzer Tiere unter Belastung mit der Stellung nach Entlastung (Abb. 21, 22).

Die Stabheuschrecke wird von einem Gewicht aus der Ausgangslage ausgelenkt (Abb. 21). Das nach 2 min wieder entlastete Tier bewegt sich um einen der vorigen Belastung proportionalen Betrag in Richtung auf die Ausgangslage zurück. Würde diese Ausgangslage voll erreicht, so müßten die Punkte in Abb. 21 auf der Abszisse liegen; bewegte sich das Tier überhaupt nicht zurück, dann lägen die Punkte auf der Winkelhalbierenden. Ich verglich nun die Auslenkung intakter Tiere mit der Auslenkung der gleichen Tiere nach Verlust der Borstenfelder 1 und 2 an allen Beinen. Zunächst ergibt sich in Übereinstimmung mit den

früheren Ergebnissen, daß die Auslenkung operierter Tiere bei einer bestimmten Belastung stets größer ist als bei normalen Stabheuschrecken. Darüber hinaus ändert sich der Betrag, um den sich das operierte Tier zurückdreht. Er ist bei Verschiebungen nach vorn größer und bei Auslenkungen nach hinten kleiner als beim Normaltier. Insgesamt ist die Kurve bei Operierten parallel verschoben; sie behält den gleichen Anstieg wie vorher.

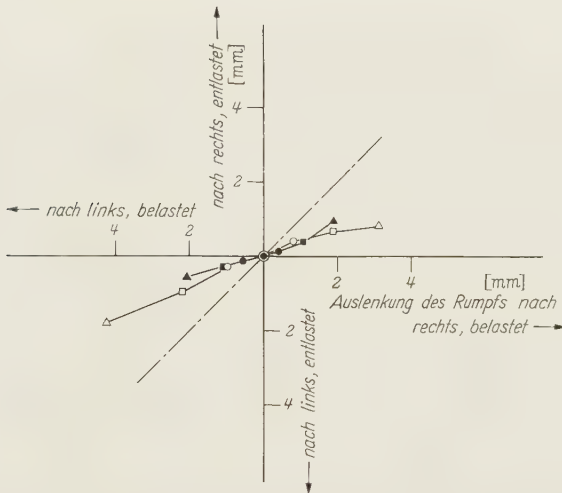


Abb. 22. Wie Abb. 21, jetzt aber Auslenkung nach rechts und links

Die von mir gewählte Ausgangsstellung des intakten Tiers scheint mit der vom System angestrebten Gleichgewichtsstellung übereinzustimmen. Nach Ausfall der Borstenfelder 2 verschiebt sich diese Stellung: die Beine tendieren nach vorn, d.h. der Körper wird relativ zu den Tarsen nach hinten verschoben. Das operierte Tier läßt sich zwar wegen der passiv-mechanischen Eigenschaften leicht in die gleiche Ausgangsstellung wie das intakte Tier bringen (Vergleichsgründe, da ich ja *Stellungsreceptoren* untersuche), die Drehtendenz der Beine macht sich aber bei jedem Eingriff in das System bemerkbar. Da die Ausgangsstellung des operierten Tiers also nur von Kräften abhängt, die *vor* dem Versuch auf das System wirkten, wird sie nicht als Meßpunkt gewertet.

Eine entsprechende Parallelverschiebung ergibt sich, wenn man Messungen für die Dorsoventralbelastung des Tiers durchführt: auch hier überlagert sich die nach Ausfall der Borstenfelder auftretende Drehtendenz.

Wenn die soeben angestellten Überlegungen richtig sind, darf sich die Kurve nicht parallel verschieben, wenn man die Auslenkungen intakter und operierter Tiere nach rechts und links vergleicht, denn hier

müssen sich die Drehtendenzen der Beine der beiden Körperhälften aufheben. Das ist auch der Fall, wie Abb. 22 zeigt: der Anstieg und die Höhe der beiden Kurven sind praktisch gleich.

Der Vergleich intakter mit operierten Tieren zeigt also, daß die Borstenfelder zwar die Dehnbarkeit der Gelenkmuskulatur beeinflussen, nicht aber den Betrag, um den sie sich bei einer gegebenen Auslenkung von der angestrebten Lage zurückstellt.

e) Die Koppelung der Beine

In den bisher beschriebenen Versuchen wurde stets der Einfluß der Borstenfelder auf die Stellung oder Belastbarkeit der zugehörigen Beine untersucht. Beeinflussen die Borstenfelder auch andere Beine? Ich verwendete die in Abb. 12 auf S. 223 dargestellte Anordnung für Messungen einer Bewegung in Richtung der Längsachse des Tiers. Die Schiene, auf der sich die Tarsen von fünf Beinen festkrallen, wird jetzt in Schritten von 5 mm nach vorn bzw. hinten bewegt. Damit ist die Bewegung der fünf Beine vorgegeben. Das rechte Mittelbein ist mechanisch unabhängig von den fünf anderen und kann sich in Richtung der Längsachse frei bewegen. Es hat bei jeder Bewegung nur das eigene Gewicht, die Trägheit des Waagebalkens und die Reibung der Waage und seiner eigenen Gelenke zu überwinden. Man kann das Bein mit den in Abschnitt F 1 angegebenen Methoden ebenso leicht zur Aktivbewegung veranlassen wie ein frei in der Luft hängendes.

Abb. 23 zeigt das Ergebnis eines Versuchs, in dem vier Beine dem Körper anliegen, das rechte Hinterbein auf der verschiebbaren Leiste steht und das rechte Mittelbein auf der Waage. Das rechte Hinterbein wurde stufenweise nach vorn (oben) und hinten (unten) bewegt. In Abb. 23 oben bleibt das Mittelbein zunächst unbewegt in der Ausgangsstellung und dreht sich erst dann nach hinten, wenn das Hinterbein weit nach vorn gekommen ist. Die Tarsen des Hinterbeins befinden sich in ihrer vordersten Stellung 8 mm vor den Mittelbeintarsen. Das Mittelbein dreht sich jedoch nicht wieder nach vorn, wenn das Hinterbein nach hinten gezogen wird, sondern es verharrt in seiner Lage.

Die Reaktion des Mittelbeins hat nichts mit dem *Ausstrecken* des Hinterbeins zu tun, wie der untere Teil der Abb. 23 beweist. Hier ist die Reihenfolge der Hinterbeinbewegungen umgekehrt: es wird zuerst nach hinten gestreckt. Das Mittelbein bleibt in seiner Lage und dreht sich erst nach hinten, wenn sich das Hinterbein wieder der vorderen Lage nähert. Die Reaktionsstärke schwankt bei den verschiedenen Tieren erheblich. So ist die Reaktion des Mittelbeins bei den meisten Tieren schwächer als bei dem in Abb. 23 gezeigten. Das rechte Mittelbein dreht sich im Durchschnitt (10 Tiere, je 2 Messungen) nur 0,7 mm nach hinten. Auf Drehung des Hinterbeins nach hinten reagiert es nicht.

Noch schwächer als das Mittelbein reagiert das rechte Vorderbein auf die gleichen Hinterbeinbewegungen: es dreht sich im Durchschnitt (5 Tiere, je 2 Messungen) 0,3 mm nach hinten, wenn das Hinterbein nach vorn bewegt wird.

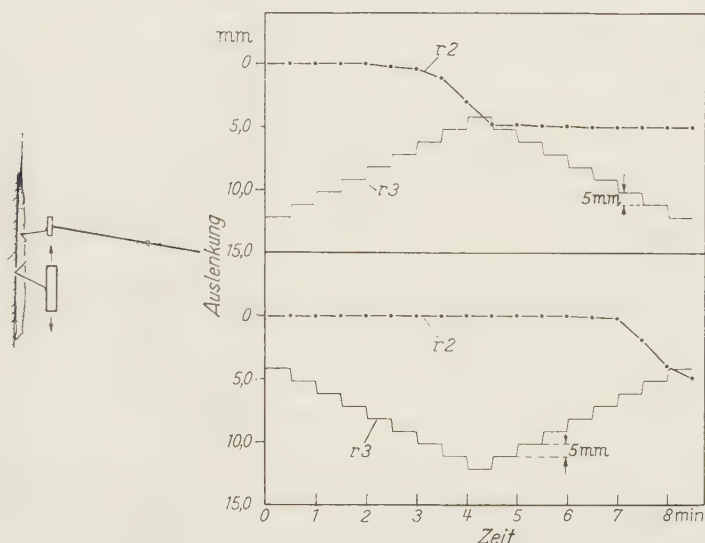


Abb. 23. Die Stellung des rechten Mittelbeins eines Tieres in Abhängigkeit von der Stellung des rechten Hinterbeins. Das rechte Hinterbein wurde in $\frac{1}{2}$ minütigem Abstand in Sprüngen von je 5 mm nach vorn bzw. hinten bewegt. Das Mittelbein steht in der Ausgangsstellung senkrecht vom Körper ab

Um zu ermitteln, ob die Reaktion des Mittelbeins von der Reizung des Borstenfelds 2 oder 3 des Hinterbeins ausgelöst wird, verstärkte ich die Reaktion, indem ich alle fünf Beine nach vorn und hinten schob und die Reaktion des Mittelbeins prüfte. Ich setzte das Tier zunächst in Normalhaltung auf die Schiene und drehte die Schiene so weit nach vorn, daß die rechten Hinterbeintarsen sich genau auf der Höhe der rechten Mittelbeintarsen befanden. Jetzt drehte ich die Schiene langsam 3 cm nach hinten. Von dort aus wurde sie mit einem Ruck die 3 cm nach vorn bewegt und in dieser Stellung belassen. Eine Minute später wurde die Stellung des Mittelbeins abgelesen: es hatte sich nach hinten, also in entgegengesetzte Richtung bewegt (Tabelle 7). Bei einer stoßförmigen Bewegung der fünf Beine nach hinten bewegt sich das Mittelbein nach vorn, aber viel schwächer. Danach rasierte ich die Borstenfelder 2 und 3 der fünf Beine ab und prüfte einen Tag später erneut. Der Ausschlag der Mittelbeine vergrößert sich schwach in beiden Richtungen. Es besteht aber kein gesicherter Unterschied zwischen den normalen und operierten Tieren.

Die Koppelung der Beine bei Bewegungen in Dorsoventralrichtung prüfte ich in einer sinngemäß umgebauten Apparatur: Das Tier ist

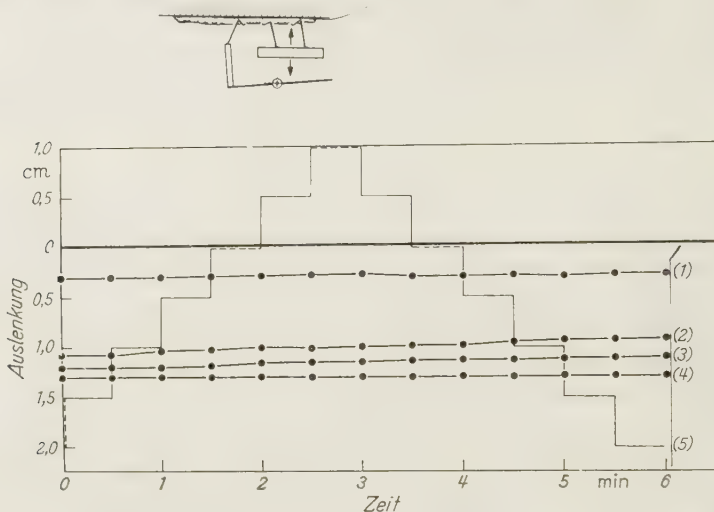


Abb. 24. Die Stellung des rechten Hinterbeins in Abhängigkeit von der Stellung der restlichen 5 Beine. Der Abstand der Tarsen der 5 Beine von der Körperunterseite wird in $\frac{1}{2}$ minütigem Abstand um jeweils 5 mm verringert bzw. vergrößert (5). 4 Abstand des unbelasteten Hinterbeins vom Körper; 3 Belastung 0,08 g; 2 Belastung 0,16 g; 1 Borstenfeld 1 des rechten Hinterbeins ist entfernt. Beim Ordinatenwert 0 ist die Körperunterseite des Tiers

waagrecht mit dem Rücken auf einen unbeweglichen Halter montiert. Fünf Beine stehen auf der nach oben und unten beweglichen Schiene.

Tabelle 7. Die Reaktion des rechten Mittelbeins auf aufgezungene Bewegungen der restlichen 5 Beine

	5 Beine 30 mm nach vorn		5 Beine 30 mm nach hinten	
	intakt	ohne Bf 2 und 3	intakt	ohne Bf 2 und 3
rechtes Mittelbein	2,7 mm nach hinten $p=0,01$	4,9	0,5 mm nach vorn $p=0,12$	0,9

Vergleich der Reaktion beim normalen Tier mit der Reaktion nach Entfernen der Borstenfelder 2 und 3 an allen 5 Beinen. Zahl der Tiere 10, je zwei Messungen.

und dann wieder nach unten gezogen (Kurve 5, Abb. 24). Das rechte Hinterbein behält seine Stellung bei (4), auch wenn es mit Gewichten belastet ist (3 und 2) oder wenn sein Borstenfeld 1 abrasiert ist.

Das sechste Bein, es ist das rechte Hinterbein, steht auf dem Waagebalken und ist von den übrigen fünf Beinen mechanisch unabhängig. Diese fünf Beine werden — ausgehend vom Abstand 2 cm zur Körperunterseite — mit der Schiene stufenweise nach oben geschoben, bis der Körper 1 cm in die Schiene hineinhängt

Nach diesen Versuchen scheint die Erregung eines Borstenfelds in einem Gelenk keinen Einfluß auf die Stellung des entsprechenden Gelenks eines anderen Beins zu haben.

f) Versuche am nervös isolierten Segment

Die folgenden Versuche sollen klären, auf welchem Wege die Borstenfelder die Muskulatur des Beins beeinflussen: Ist das Unterschlundganglion oder Gehirn ein notwendiges Glied der Kette oder reicht es aus, wenn das zum Bein gehörende Ganglion intakt ist? Ich durchschnitt zunächst die beiden Konnektive vor und hinter einem Thorakalganglion. Das erste Abdominalganglion ist mit dem Metathorakalganglion verschmolzen und das zweite liegt so dicht daran, daß ich den Schnitt für das

Tabelle 8

Art der Operation	Art der späteren Rasur	Stellung des		Unterschied nach Rasur minus Unterschied vor Rasur	Ergebnis in Skizzenform
		unrasierten Beins	rasierten Beins		
	Bf 1 eines Vorderbeins	v* 15,8 n* 24,0	13,9 46,8	24,7 ($p \ll 0,001$)	
	Bf 1 eines Mittelbeins	v 7,4 n 6,4	6,2 34,1	28,9 ($p \ll 0,001$)	
	Bf 1 eines Hinterbeins	v 1,6 n 8,8	-0,3 47,3	40,4 ($p \ll 0,001$)	
	Bf 2 eines Hinterbeins	v 151,4 n 146,8	154,3 126,9	-22,8 ($p \ll 0,001$)	

v Beine intakt; n nach Abrasieren des Borstenfelds 1 oder 2 eines Beins. Zahl der Tiere pro Versuchstyp: 5; je 10 Messungen

Metathorakalganglion hinter dem zweiten Abdominalganglion führte, um die mechanischen Verhältnisse an der Hinterbeinbasis nicht zu verändern.

Stellungsmessungen. Einen Tag nach der nervösen Isolierung eines Ganglions wurden die Gelenkstellungen der dazugehörnden Beine wie in den auf S. 220 geschilderten Versuchen gemessen, anschließend ein

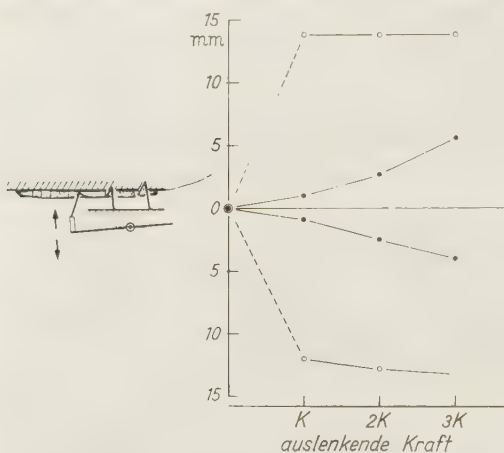


Abb. 25. Die Auslenkung der rechten Hinterbeintarsen als Funktion der Belastung bei einem Tier. $K = 0,28$ g. Ausgangsstellung der Tarsen stets 0,5 cm unterhalb der Körperunterseite. Die Stellung wird 2 min nach Auflegen des Gewichts abgelesen. Danach wird das Bein wieder in die Ausgangsstellung zurückgebracht und 5 min später mit dem nächsten Gewicht belastet. ● intaktes Bein. ○ Metathorakalganglion (+ 1. und 2. Abdominalganglion) nervös isoliert

Borstenfeld abrasiert und einen Tag später wieder gemessen (Tabelle 8). Falls das operierte Bein dann — je nach fehlen dem Borstenfeld — weiter nach oben oder nach vorn gedreht ist als das intakte, läßt sich schließen, daß die Verbindung zwischen Borstenfeld und Motorik noch besteht, auch wenn die Verbindung zu allen anderen Ganglien unterbrochen ist.

Nach Tabelle 8 verursacht das Abrasieren des Borstenfelds 1 bei allen drei isolierten Beinpaaren eine Stellungsänderung des operierten

Beins im selben Sinne wie beim intakten Tier. Sie ist beim Mittel- und Hinterbein schwächer, beim Vorderbein aber etwas stärker.

Die Vorder- und Mittelbeine zeigen bereits eine Drehtendenz nach vorn, wenn das Pro- bzw. Mesothorakalganglion isoliert ist. Es ist deshalb schwer, eine zusätzliche Stellungsänderung festzustellen, wenn das Borstenfeld 2 eines Beins abrasiert wird. Bei den Hinterbeinen ist dies aber ohne weiteres möglich: nach Ausfall eines Borstenfelds 2 ergibt sich eine Drehtendenz nach vorn. Sie ist schwächer als wenn das Metathorakalganglion noch mit den übrigen Verbindung hat (Tabelle 3).

Belastungsversuche. Es ist seit langem bekannt, daß die Beine einen starken „Tonusverlust“ erleiden, wenn das dazugehörnde Ganglion vom Unterschlundganglion abgetrennt wird. Dieser Tonusverlust spielt bei den Gelenkstellungsmessungen keine Rolle, da die Drehachse des gerade betrachteten Gelenks stets vertikal steht. Die Belastbarkeit eines Beins ist aber außerordentlich gering geworden. Abb. 25 demonstriert dies am

Coxa-Trochanter-Gelenk eines rechten Hinterbeins. Bei diesem Tier war das Metathorakalganglion am Tag zuvor von den übrigen Ganglien abgetrennt worden. Das Bein hat jetzt bereits bei einer Belastung von 0.28 g den Endausschlag erreicht, während es — noch mit dem Unterschlundganglion verbunden — bei der gleichen Belastung erst $\frac{1}{9}$ so weit ausgelenkt wird.

Bei diesen geringen Widerständen der Beine gegen Belastung schien es mit der vorliegenden Methode aussichtslos, eine weitere mögliche Verminderung der Belastbarkeit nach zusätzlicher Entfernung der Borstenfelder zu registrieren. Man kann sich aber auf einem anderen Wege wenigstens qualitativ von der Wirkung dieser Operation überzeugen: Bläst man beide Beine je nach fehlendem Borstenfeld von der Ventralseite oder hinten an, so macht das Bein ohne Borstenfeld weitere Ausschläge als das intakte.

G. Besprechung der Ergebnisse (ruhendes Tier)

Die drei von mir untersuchten Borstenfelder liegen in den proximalen Beingelenken der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. Das Borstenfeld 1 im Coxa-Trochanter-Gelenk wird gereizt, wenn das Bein nach oben schwingt; Borstenfeld 2 und 3 im Subcoxalgelenk werden bei einer Vorwärtsdrehung des Beins gereizt. Alle drei Felder liegen an entsprechender Stelle wie bei *Periplaneta americana* (PRINGLE 1938), *Perla abdominalis* (WITTIG 1944/45) und *Calotermes flavicollis* (RICHARD 1950).

Das Feld 3 besteht bei der Stabheuschrecke aus weniger Borsten (15—20) als Feld 2 und Feld 1 (20—30). Es verhält sich anders als 1 und 2: In verschiedenen Versuchen (Tabelle 4, 5 und 6, Abb. 15c und 19) wurde geprüft, ob der Ausfall des Borstenfelds 3 eine Änderung in der Stellung des Subcoxal- oder Coxa-Trochanter-Gelenks zur Folge hat oder ob die Belastbarkeit eines Beins oder des ganzen Tiers in Dorsoventral- und Rostrocaudalrichtung verändert wird. Entgegen der Erwartung konnte ich in keinem dieser Versuche einen gesicherten Ausfalleffekt nachweisen. Damit ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß das Borstenfeld 3 überhaupt eine den beiden anderen Feldern entsprechende Leistung hat. Sie muß aber entweder viel schwächer oder durch eine besondere Verrechnungsweise verdeckt sein. Es wäre immerhin denkbar, daß die Afferenz des Feldes 3 erst dann verwendet wird, wenn eines der beiden anderen oder beide ausgefallen sind. Diese Frage ist nicht systematisch geprüft, da alle oben angeführten Versuche bei intakten Feldern 1 und 2 ausgeführt wurden. In einem weiteren Versuch rasierte ich bei zwei Tieren, die im Versuch von Abb. 20 verwendet worden waren und keine Borstenfelder 1 und 2 mehr hatten, das Feld 3 an einzelnen Beinen ab. Eine auffällige Änderung der Beinhaltung oder Belastbarkeit trat nicht auf.

Die endgültige Beantwortung der Frage nach der Wirkung des Borstenfelds 3 ist wohl erst von elektrophysiologischen Messungen zu erwarten. Die folgenden Überlegungen beziehen sich daher nur auf die Borstenfelder 1 und 2.

Tabelle 9. *Durch Versuche am frei hängenden Bein nachgewiesene Beziehungen zwischen den Borstenfeldern 1 und 2 und der Muskulatur*

	bewirkt Drehung des Beins im	
	Subcoxalgelenk	Coxa-Trochantergelenk
Reizung der Borsten im Subcoxalgelenk . . . im Coxa-Trochantergelenk	nach hinten —	— nach unten
Ausfall der Borsten im Subcoxalgelenk . . . im Coxa-Trochantergelenk	nach vorn —	— nach oben

Die vier nicht ausgefüllten Kombinationen sind nicht geprüft.

Tabelle 9 faßt die wichtigsten Ergebnisse aus Versuchen am frei-hängenden Bein zusammen, die sich auf die Verknüpfung zwischen den Borstenfeldern 1 und 2 und der Muskulatur beziehen. Berücksichtigt man zusätzlich die anatomischen Beziehungen zwischen Gelenkstellung

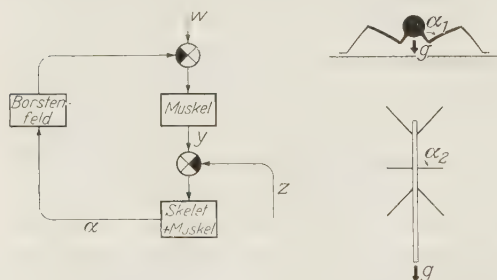


Abb. 26. Zusammenhang zwischen Borstenfeldern und Muskulatur. Er gilt in dieser Form für die Felder 1 und 2 an allen 6 Beinen. α_1 = der Winkel zwischen Coxa und Trochanter-Femur, α_2 Winkel zwischen seitlicher Körperbegrenzung und Coxa. Beide Winkel sind so definiert, daß sie kleiner werden, wenn die Borsten im Gelenk abgebogen werden. z Störgröße, eine von außen auf die Muskeln wirkende Kraft. Sie ist positiv, wenn das Tier frei auf waagerechter Fläche mit dem Rücken nach oben (siehe Skizze) oder auf senkrechter Fläche mit dem Kopf nach oben steht. Im Gleichgewicht gilt dann: $z = K \cdot P \cdot g$, wobei g die Schwerebeschleunigung ist, P das Gewicht des Körpers und K eine Größe, die von der geometrischen Anordnung der Beine und der Elastizität des Skelettmuskelsystems bestimmt wird, y die bei einer definierten Länge vom Muskel entwickelte Kraft, w Führungsgröße. $\otimes$ Additionsstelle ohne Dimensionsumschaltung. Die in einen schwarz ausgefüllten Sektor einlaufenden Signale werden negativ verrechnet

und Abbiegung der Borsten, so ergibt sich das in Abb. 26 dargestellte Wirkungsgefüge. Es gilt in dieser Form für beide Borstenfelder: Der Grad der Erregung des Borstenfeldes bestimmt die vom Muskel entwickelte Kraft y . Dieser Kraft korrespondiert im stationären Zustand ein durch die passiv-mechanischen Eigenschaften des Skelettmuskelsystems bestimmter Gelenkwinkel α , von dessen Größe wiederum die Abbiegung der Borsten abhängt. Durch die anatomische Anordnung wird also ein Wirkungs-

kreis geschlossen. Eine stärkere Abbiegung der Borsten hat nach Tabelle 9 stets eine Reaktion zur Folge, die diese Abbiegung wieder verkleinert, und entsprechend bestehen die Ausfalleffekte in einer Drehung, die normalerweise zu einer stärkeren Abbiegung führt. Der Wirkungssinn kehrt sich also im Kreise um; es besteht ein Regelkreis. An welcher Stelle des Kreises die Vorzeichenumkehr angenommen wird, ist prinzipiell willkürlich. Sie ist in Abb. 26 in die Verrechnungsstelle zwischen Borstenfeld-Afferenz und Führungsgröße w gelegt. Führungsgröße ist grundsätzlich jeder Bewegungsimpuls an die Muskulatur, der nicht vom Zustand des Borstenfelds abhängt, also z. B. der rhythmische Bewegungsimpuls beim Laufen.

Die Ausbildung der Verrechnungsstelle als Additionsmechanismus ist insofern Hypothese, als noch nicht geklärt ist, ob die Führungsgröße additiv in den Kreis eingeht, wie hier angenommen wird, oder die Borstenfeld-Afferenz parametrisch beeinflusst. Sicher ist aber, daß die vom Bewegungsimpuls ausgelöste Gelenkdrehung auf dem Wege über die Borstenfeld-Afferenz im entgegengesetzten Sinn auf die Muskeln wirkt wie der Bewegungsimpuls.

Die Beine sind beim stehenden und laufenden Tier seitlich ausgebreitet, so daß der Rumpf zwischen den Unterstützungspunkten hängt (Abb. 26, Skizzen). Er wird von der Schwerkraft nach unten gezogen und verändert dabei den Gelenkwinkel α . Die Kraft, die sich der vom Gelenkmuskel entwickelten Kraft y überlagert, wird vom Gewicht des Rumpfes und der gerade eingenommenen Stellung des Beins bestimmt: sie ist die Störgröße z . Die für die Führungsgröße w angestellte Überlegung gilt auch für die Störgröße z : ihr Einfluß auf die Gelenkstellung wird durch den Regelkreis vermindert (quantitative Formulierung siehe Anhang). Ist die Verstärkung des Systems groß genug, um das Körpergewicht zu kompensieren?

Schon die Hysteresiskurven der intakten Beine (Abb. 13 und 14) zeigen, daß die Borstenfeld-Regelkreise die unter natürlichen Bedingungen vorkommenden Belastungen nicht voll kompensieren: die Abweichung der Beinstellung vom Ausgangswert wird mit steigender Belastung größer. Diese Abweichung (Proportionalabweichung) zeigt, daß es sich um ein proportional wirkendes Regelsystem handelt. Bei einem Integralsystem würde die Gegenkraft der Muskeln so lange wachsen, bis die Abweichung zu Null geworden ist. Derartige Integralregelkreise wurden bisher bei der Fixierreaktion des menschlichen Auges und vor allem bei Orientierungsreaktionen der Tiere gefunden (s. MITTELSTAEDT 1961/62). Die meisten bekannten organismischen Regelkreise arbeiten jedoch proportional.

Die starke Hysteresis zeigt außerdem, daß sich die Borstenfeld-Regelkreise nichtlinear verhalten. Wieweit diese Nichtlinearität auf die

mechanischen Eigenschaften des Skeletmuskelsystems zurückzuführen ist, wird weiter unten besprochen.

Durch Vergleich von Belastungskurven vom intakten Tier mit den entsprechenden Kurven nach Ausfall von Borstenfeldern wurde ermittelt, bis zu welchen Belastungen der Regelkreis überhaupt wirksam kompensiert („Störbereich“) und wie stark diese Kompensation beim durchschnittlichen Körpergewicht ist. Abb. 17 demonstriert besonders eindrucksvoll, wie das System unter den angegebenen Bedingungen noch das Vier- bis Fünffache des Körpergewichts bis auf eine kleine Proportionalabweichung ausgleicht und dann sehr schnell zusammenbricht. Dieser starke Widerstand gegen Belastungen ist nicht eine einfache Muskeleigenschaft, denn er ist sofort verschwunden, wenn das Borstenfeld überklebt oder abrasiert ist — der Muskel bleibt von diesem Eingriff unberührt. Der Störbereich der Regelkreise erscheint verhältnismäßig groß; man muß aber bedenken, daß die Störgröße bereits unter normalen Umständen häufig dem doppelten Körpergewicht entspricht: beim schnelllaufenden Tier müssen jeweils 3 Beine das gesamte Körpergewicht tragen. Auch beim Klettern wird die Stabheuschrecke häufig nur von wenigen Beinen gestützt.

Wie stark die Regelkreise eine Auslenkung durch normale Belastungen kompensieren, läßt sich durch Vergleich der Auslenkungen im intakten Zustand (Abb. 15a, geschlossener Kreis) und ohne Borstenfelder (offener Kreis) ermitteln. Der Unterschied der beiden Auslenkungen ist abhängig von der Richtung, in die ausgelenkt wird: belastet man in die Richtung, die normalerweise zu einer stärkeren Abbiegung der Borsten führt, so erscheint der Operationserfolg wesentlich stärker als in der anderen Richtung (Abb. 15a bei 0,2 g 2,4:1; Abb. 20 bei 1,2 g oben 2,2:1 und unten 1,6:1). Dieser Unterschied der beiden Richtungen wird sicher zum größten Teil durch die Drehtendenz hervorgerufen, die am frei hängenden Bein auftritt, wenn ein Borstenfeld abrasiert ist (Tabelle 2, 3 und 8). In Abb. 20 Mitte heben sich beim operierten Tier alle nach rechts und links gerichteten Drehtendenzen auf, so daß hier erwartungsgemäß kein Unterschied auftritt. Ich eliminierte die Drehtendenzwirkung für die übrigen Auslenkungen durch Mittelung über beide Richtungen. Daraus ergibt sich, daß das rechte Mittelbein nach Ausfall des Borstenfelds 2 von 0,2 g 3,2mal so weit ausgelenkt wird wie im intakten Zustand. Das ganze Tier wird von seinem Körpergewicht nach Verlust aller Borstenfelder 1 und 2 in Dorsoventralrichtung 3,4mal, in Lateralrichtung 2,1mal und in Rostrocaudalrichtung 1,8mal so stark verschoben wie im intakten Zustand. Die Borstenfelder 1 und 2 stabilisieren also die Lage des Körpers relativ zu den Tarsen bei jeder beliebigen Stellung des Tiers zur Schwerkraft oder einer anderen mechanischen Kraft. *Sie kom-*

pensieren im Mittel über alle 6 Richtungen 59% der Auslenkung. (Über die daraus ermittelte Verstärkung des Regelkreises siehe Anhang.)

Borstenfeld-Regelkreise wurden bisher bei vier verschiedenen Insektenarten nachgewiesen: MITTELSTAEDT (1950) fand eine Gruppe von Haarpolstern im Halsgelenk der Libelle *Anax imperator*, die die Stellung des Kopfes relativ zum Rumpf regelt. Die Haarpolster wirken außerdem zusammen mit dem Kopf als dynamisches Sinnesorgan für die Erhaltung des Gleichgewichts fliegender Libellen. Bei Mantiden fand MITTELSTAEDT (1953, 1957) wiederum eine Regelung der Kopfstellung mit Hilfe von Haarpolstern. Dieser Regelkreis ist Glied eines Systems, das die Richtung des Fangschlags der Vorderbeine bestimmt. Er vermindert den Einfluß störender äußerer Kräfte auf das Halsmuskelsystem. Erst ein den Kopf zur Seite ziehendes Drehmoment von 50 mp·cm, d.i. das doppelte Kopfgewicht im Abstand des doppelten Kopfdurchmessers von der Drehachse, führt zu einer signifikanten Verschlechterung der Fangleistung. Die Regelung ist also wie bei der Stabheuschrecke weit über den normalen Belastungsbereich hinaus wirksam.

Borstenfelder am Gastergelenk von Ameisen regeln nach MARKL (1962) die Stellung des Gasters relativ zum übrigen Körper. MARKL fand bei *Formica polyctena*, daß die Regelung schon bei etwas mehr als dem doppelten Gastergewicht vollständig zusammenbricht.

Der Störbereich ist also kleiner als bei den Stabheuschreckenbeinen. Innerhalb des Störbereichs (bei normaler Belastung) stimmt die Leistung beider Systeme dagegen überein: Beim Ameisengaster werden 50–60% der Auslenkung kompensiert, bei der Stabheuschrecke etwa 60%.

Mit 50 bis 60% Kompensation scheint die Leistung der Regelkreise nicht allzu groß zu sein. Eine Erklärung dafür läßt sich auf mehreren Wegen suchen:

1. Vielleicht wird der Borstenfeld-Regelkreis durch campaniforme Sensillen unterstützt. PRINGLE fand bei der Schabe *Periplaneta americana*, daß bestimmte campaniforme Sensillen an den Beinen besonders stark beim Stehen auf waagerechter Unterlage gereizt werden. Diese Reizung erhöht nach PRINGLE die Aktivität der Beinstrecker. Der dadurch erhöhte Druck auf die Unterlage reizt die Sensillen wahrscheinlich wieder stärker. Dieser Wirkungskreis mit positiver Rückführung müßte bei der Stabheuschrecke für eine weitere Verstärkung des Borstenfeld-Regelkreises sorgen.

2. Die große bleibende Regelabweichung ist vielleicht von den Anforderungen zu verstehen, denen die Regelkreise in dynamischer Hinsicht genügen. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß eine Stabheuschrecke ohne Borstenfelder 1 den Körper beim Laufen am Boden schleifen läßt, während der Körper des intakten Tiers den Boden im allgemeinen nicht berührt. Er schwingt beim schnellaufenden Tier im Rhythmus der Schreitbewegungen auf und ab, ohne den Boden zu berühren. Die Regelung ist also auch während des Laufens wirksam. Die einzelnen auf den Boden aufgesetzten Beine müssen besonders beim schnellen Lauf rasch die Last des Körpers übernehmen. Es ist also günstig, wenn sich die Regelkreise schnell einstellen. Die Einstellzeit wird nun durch die Totzeit¹ des Systems ungünstig

¹ Totzeit entsteht durch die endliche Ausbreitungsgeschwindigkeit einer Wirkung im Kreis; sie ist die Zeit, in der eine stoßförmige Störung einmal im Kreis umläuft und mit umgekehrtem Vorzeichen wieder am Ausgangspunkt anlangt.

beeinflußt. KÜPFMÜLLER und SCHLIESSMANN (SCHLIESSMANN 1959a u. b) haben gezeigt, daß man bei einem proportionalen Regelkreis mit Totzeit die Einstellungsgeschwindigkeit nur erhöhen kann, wenn gleichzeitig die bleibende Regelabweichung vergrößert wird. SCHLIESSMANN's Berechnungen gelten allerdings zunächst nur für lineare Systeme.

Weitere Untersuchungen müssen also erst zeigen, ob die starke Regelabweichung die Folge eines Kompromisses zwischen Einstellungsgenauigkeit und Einstellungsgeschwindigkeit ist. Vielleicht ist die Erklärung aber auch 3. darin zu suchen, daß die Borstenfelder außerdem Sinnesorgane für eine ganz andere Leistung sind: Die Regelabweichung und damit die Reizung der Borstenfelder ist direkt von der auslenkenden Kraft abhängig. Die Regelabweichung müßte es also den Borstenfeldern der verschiedenen Beine ermöglichen, zusammen die Richtung und Stärke einer auf den Körper wirkenden Kraft (Schwerkraft) zu messen. Ich prüfte in besonderen Versuchen, ob die Stabheuschrecke diese Möglichkeit für ihre Orientierung im Schwerfeld ausnutzt. Hier seien nur einige Ergebnisse erwähnt: Stabheuschrecken laufen im Dunkeln an einer vertikalen Fläche nach Verlust aller von mir untersuchten Borstenfelder ebenso gut orientiert nach oben wie im intakten Zustand. Die Borstenfeld-Afferenzen werden für diese Leistung also nicht benötigt. Nach weiteren Versuchen müssen die Schwerkraft-Rezeptoren der Stabheuschrecken in den Beinen liegen.

Die Borstenfelder stabilisieren die Gelenkstellung nicht nur gegen von außen einwirkende Kräfte, sondern auch gegen Änderungen der zentralen Führungsgröße (womit alle Veränderungen im Tier gemeint sind, die den Kontraktionszustand der Muskeln beeinflussen, also in erster Linie Veränderungen im efferenten Nerven). Dieser Umstand ist anschaulich leicht einzusehen, wenn man bedenkt, daß jede Änderung im Muskel durch Vermittlung der Borstenfelder negativ auf sich selbst zurückwirkt. Dieser negative Einfluß fällt mit Ausfall der Borstenfelder weg. Dieselbe Änderung der Führungsgröße wird sich also im offenen Kreis stärker auswirken als im geschlossenen [siehe Anhang, Gleichung (1) und (2)]. Dieser Effekt wurde in einem Versuch (Abschnitt F I e S. 222) gefunden: Zunächst wurde gezeigt, daß gegenüberliegende intakte Beine auf gleichzeitigen Druck auf die beiden Körperseiten gleich stark reagieren; die Führungsgröße ändert sich also für beide Beine gleich stark. Danach wurde der gleiche Versuch wiederholt, wenn ein Borstenfeld an einem Bein abstrahlt. Die Führungsgröße ändert sich für beide Beine wiederum gleich, aber das operierte Bein schlägt stärker aus. Die Amplituden verhalten sich etwa wie 2 : 1. — Dies ist also eine weitere Leistung des Systems: Es stabilisiert die Gelenkstellung ähnlich stark gegen Schwankungen des inneren Zustandes wie gegen Störungen von außen.

Die von mir verwendeten Reize wie seitlicher Druck auf den Körper, Beschattung der Augen oder Anblasen sind sicher keine Einflüsse, auf die die beobachteten Beinbewegungen eine sinnvolle Reaktion darstellen: sie sind unspezifisch. Man könnte sich vorstellen, daß die Regelung der Gelenkstellung es dem Organismus ermöglicht, die Isolierung des motorischen Systems von unspezifischen Vorgängen in den Ganglien unvollständiger zu lassen als es ohne Regelung notwendig wäre.

Spezifische Veränderungen sind die rhythmischen Bewegungsimpulse für die Laufbewegung der Beine. Auch sie werden durch die Borstenfeld-Afferenz gehemmt. Den Beweis liefert die vergrößerte Schwingungsweite des Beins, wenn die Borstenfelder fehlen (S. 211).

Nach den bisher vorliegenden Befunden ist es noch nicht möglich, aus den verschiedenen Leistungen der Borstenfeld-Regelkreise (Stabilisierung gegen Schwerkraft beim stehenden und laufenden Tier, Verhinderung von Beinbewegungen durch unspezifische Vorgänge im Ganglion und Dämpfung der Amplitude beim Laufen) mit Sicherheit eine Hauptleistung zu bestimmen. Vielleicht sind die Eigenschaften ein Kompromiß für mehrere Aufgaben. Ich vermute, daß die in den verschiedensten Gelenken vieler Insekten liegenden Borstenfelder grundsätzlich Glieder von Regelkreisen sind, deren Eigenschaften je nach den besonderen Erfordernissen für dieses Gelenk abgewandelt werden.

Eine gegenseitige Abhängigkeit der sechs Borstenfeld 1-Regelkreise und der sechs Borstenfeld 2-Regelkreise untereinander war nicht nachzuweisen (S. 234). Das bedeutet aber nicht, daß die Beine in bezug auf Stellung und Bewegung völlig unabhängig voneinander sind. So reagieren Mittel- und Vorderbein mit einer Drehung nach hinten, wenn man das gleichseitige Hinterbein nach vorn bewegt. Diese Reaktion wird sicher nicht von der Reizung der Borstenfelder des Hinterbeins gesteuert, sondern von einem anderen Sinnesorgan, das vielleicht die Phasenbeziehung der Beine beim Laufen mitbestimmt.

Die Versuche des Abschnitts F 2 f sollten den Ort ermitteln, an dem die Umschaltung der Borstenfeld-Afferenz auf die Efferenz erfolgt. Verbleibt der zentrale Zweig des Regelkreises innerhalb des zum Bein gehörenden Ganglions, so sollte die Verbindung zwischen Borstenfeld und der Gelenkmuskulatur noch nachzuweisen sein, wenn das Ganglion vom übrigen Nervensystem isoliert ist. Dieser Nachweis gelang für alle Beine (S. 237), denn die Gelenkstellung verändert sich beim isolierten Bein-Ganglion-System nach Borstenfeld-Ausfall in der erwarteten Weise.

Der Weg der Regelkreise führt also vom Borstenfeld zum dazugehörigen Thorakalganglion und von dort aus direkt zur Muskulatur. Es ist

jedoch nicht ausgeschlossen, daß ein weiterer Zweig über die Cerebralganglien geht, denn allein die Isolierung des Pro- und Mesothorakalganglions hat bereits eine leichte Änderung der Stellung der Subcoxalgelenke zur Folge. Die auffälligste Folge dieser zentralnervösen Isolierung (besonders vom Unterschlundganglion) ist aber der bekannte „Tonusverlust“ der Beine. Ein Bein, das nur noch mit seinem Ganglion nervös gekoppelt ist, hängt bei jeder Lage des Tiers im Raum schlapp herunter und gibt schon bei geringen auslenkenden Kräften maximal nach (Abb. 25). Die Hauptwirkung des Unterschlundganglions scheint in einer Erhöhung der Vorspannung von Agonist und Antagonist ohne größere Verschiebung des Gleichgewichts zwischen beiden zu bestehen, während die Erregung der Borstenfelder im wesentlichen das Gleichgewicht verschiebt (Tabelle 2, 3, 8; Abb. 11, 15, 20).

Anhang

Für die Abhängigkeit des Gelenkwinkels α von der zentralen Führungsgröße w und der auslenkenden Kraft z ergibt sich im eingeschwungenen Zustand nach Abb. 26:

$$\alpha_I = S(y - z) = S[M(w - B\alpha) - z]$$

und nach Umformung

$$\alpha_I = \frac{w}{\frac{1}{MS} + B} - \frac{z}{\frac{1}{S} + MB} \quad (1)$$

Für den offenen Kreis (Borstenfeld abasiert) gilt:

$$\alpha_{II} = SMw - Sz \quad (2)$$

wobei B Übertragereigenschaften des Borstenfeldes, M Übertragereigenschaften der Gelenkmuskulatur (Nervenerregung — mechanische Spannung), S Übertragereigenschaften der Gelenkmuskulatur und des Beinskelets (passiv).

Man sieht, daß α_{II} von einer bestimmten Änderung von w und z stärker beeinflußt wird als α_I (vgl. S. 244). Vergleicht man bei konstanter Führungsgröße w die bei einer bestimmten Belastungserhöhung Δz eintretende Winkeländerung beim intakten Tier ($\Delta\alpha_I$) und beim Tier ohne Borstenfeld ($\Delta\alpha_{II}$), so ergibt sich als Regelfaktor

$$R = \frac{\Delta\alpha_I}{\Delta\alpha_{II}} = \frac{\frac{w}{\frac{1}{MS} + B} - \frac{z}{\frac{1}{S} + MB}}{SMw - Sz} = \frac{1}{1 + SMB} \quad (3)$$

SMB ist die Verstärkung des gesamten Kreises. Der Kreis wirkt im Sinne einer Kompensation von Auslenkungen sofern $SMB > 0$. Die mechanischen Verhältnisse im Abb. 15a zugrunde liegenden Versuch sind so einfach, daß sie eine Abschätzung der Verstärkung erlauben. Wenn man sie für eine auslenkende Kraft von $\frac{1}{6}$ des

durchschnittlichen Körpergewichts (1,2 g) durchführt, ergibt sich unter Berücksichtigung des geometrischen Zusammenhangs von Gelenkwinkel α und der gemessenen Auslenkung:

$$\frac{\Delta \alpha_I}{\Delta \alpha_{II}} = \frac{1}{2,1}$$

Die Verstärkung des Kreises *SMB* ist dann nach (3) 1,1.

Für kleinere Gewichte ergibt sich eine größere Verstärkung (z.B. für 0,1 g ist *SMB* = 6); für größere Gewichte eine geringere Verstärkung.

Zusammenfassung

1. Eine Apparatur wurde entwickelt, die es erlaubt, die Bewegungen der Beine laufender Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) kontinuierlich zu registrieren.

2. Die Bewegungskoordination der Beine normaler Stabheuschrecken wird in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit beschrieben (Abb. 4). Sie stimmt bei schnellem Lauf mit der für Insekten als typisch bekannten Koordination überein: einander gegenüberliegende Beine und direkt hintereinanderliegende alternieren; Vorder- und Hinterbein einer Seite laufen daher in gleicher Phase. Beim Übergang zum langsamen Lauf weicht die Phasenbeziehung homolateraler Beine jedoch zunehmend von dieser Koordination ab, während sie für gegenüberliegende Beine erhalten bleibt (s. Abb. 5).

3. Nach Autotomie beider Mittelbeine schwingen deren Stummel weiter in der normalen Phasenlage zu den Hinterbeinen, und zwar mit stark verringerter Amplitude. Die Vorderbeine laufen dagegen nun bei jeder Geschwindigkeit in fast gleicher Phase mit den Mittelbeinstummeln (Abb. 6).

4. Bietet man den beiden Mittelbeinen einen relativ zum Rumpf unbeweglichen Körper, so krallen sie sich daran fest und nehmen nicht mehr an den Lokotionsbewegungen teil. Die Koordination der restlichen 4 Beine ändert sich dann wie nach Autotomie der Mittelbeine (Abb. 3b und 8).

5. Die Veränderung der Koordination nach Ausfall der Mittelbeine verhindert zwar das seitliche Umkippen des laufenden Tiers, ist aber keine Reaktion auf eine Störung des Gleichgewichts. Sie wird dementsprechend auf den Ausfall von Meldungen aus Sinnesorganen zurückgeführt. Diese vermutlich dem Rhythmus der Mittelbeine entsprechenden Afferenzen legen die Koordination beim intakten Tier fest.

6. An den proximalen Beingelenken aller sechs Beine liegen drei Sinnesborstenfelder, die bei einer Bewegung des Beins nach vorn bzw.

hinten gereizt werden (Abb. 1). Es wurde geprüft, ob diese Borstenfelder die Phasenbeziehung der Beine bestimmen. Der Ausfall aller drei Sinnesorgane an beiden Mittelbeinen beeinflußt die Koordination jedoch nicht (Abb. 8).

7. Für das Borstenfeld am dorsalen Drehpunkt des Subcoxalgelenks konnte keine Leistung nachgewiesen werden. Die beiden anderen Borstenfelder (am ventralen Drehpunkt des Subcoxalgelenks und im Coxa-Trochanter-Gelenk) sind jeweils Glieder eines Regelkreises (Abb. 26): Sie wirken bei einer Reizung auf die Muskulatur des Gelenks, dessen Stellung sie messen, im Sinne einer Verminderung des Reizes. Die Regelkreise stabilisieren gemeinsam die Rumpflage gegen äußere Kräfte. Sie sind bei jeder beliebigen Stellung des Tiers bis zum mehrfachen Körpergewicht wirksam (Abb. 17 u. 20). Sie verhindern damit, daß der bei der Stabheuschrecke zwischen den Beinen hängende Rumpf unter seinem eigenen Gewicht zu Boden sinkt (Abb. 17). Die beiden Borstenfelder dämpfen außerdem die Schwingungsweite der Beine beim Laufen (Abb. 3d).

8. In den vorliegenden Versuchen sind die Regelkreise der sechs Beine voneinander nervös isoliert (Tabelle 7, Abb. 24). Außerdem wurde gezeigt, daß die Umschaltung der Borstenfeld-Afferenz zur Gelenkmuskulatur im dazugehörenden Thorakalganglion erfolgt (Tabelle 8).

Literatur

- BETHE, A., u. E. WOITAS: Studien über die Plastizität des Nervensystems. II. Mitt. Coleopteren. Pflügers Arch. ges. Physiol. **224**, 821—835 (1930).
- BUDDENBROCK, W. v.: Der Rhythmus der Schreitbewegungen der Stabheuschrecke *Dyxippus*. Biol. Zbl. **41**, 41—48 (1921).
- Vergleichende Physiologie. Bd. 2: Nervenphysiologie. Basel: Birkhäuser 1953.
- ESTARTUS, M., y F. PONZ: Sobre la fisiología de la locomoción de *Blatta orientalis*. 1. Función de los ganglios extratorácicos. Rev. esp. Fisiol. **7**, 33—47 (1951a).
- Sobre la fisiología de la locomoción de *Blatta orientalis*. 2. Importancia de las patas en la coordinación nerviosa de la marcha. Rev. esp. Fisiol. **7**, 49—61 (1951b).
- GOODMAN, L. J.: Hair plates on the first cervical sclerites of the Orthoptera. Nature (Lond.) **183**, 1106—1107 (1959).
- HOLST, E. v.: Die Koordination der Bewegung bei den Arthropoden in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Biol. Rev. **10**, 234—261 (1935).
- Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Ergebn. Physiol. **42**, 228—306 (1939).
- Über relative Koordination bei Arthropoden. Pflügers Arch. ges. Physiol. **246**, 847—865 (1943).
- HUBER, F.: Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. Z. vergl. Physiol. **44**, 60—132 (1960).

- HUGHES, G. M.: The co-ordination of insect movements. I. The walking movements of insects. *J. exp. Biol.* **29**, 267—284 (1952).
- The co-ordination of insect movements. II. The effect of limb amputation and the cutting of commissures in the cockroach (*Blatta orientalis*). *J. exp. Biol.* **134**, 306—333 (1957).
- The co-ordination of insect movements. III. Swimming in *Dytiscus*, *Hydrophilus*, and a dragonfly nymph. *J. exp. Biol.* **35**, 567—583 (1958).
- LINDAUER, M., u. J. O. NEDEL: Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 334—364 (1959).
- MANTON, S. M.: Locomotory habits and the evolution of the larger arthropodan groups. *Symp. Soc. exp. Biol.* **7**, 339—376 (1953).
- MARKL, H.: Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 475—569 (1962).
- MITTELSTAEDT, H.: Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen. *Z. vergl. Physiol.* **32**, 422—463 (1950).
- Über den Beutefangmechanismus der Mantiden. *Verh. dtsch. Zool. Ges.* 1952, S. 102—106 (1953).
- Prey Capture in Mantids. *Recent Advances in Invertebrate Physiology*, Univ. of Oregon Publ. p. 51—71 (1957).
- Probleme der Kursregelung bei frei beweglichen Tieren. Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen, S. 138—148. Stuttgart: Hirzel 1961.
- Control systems of orientation in insects. *Ann. Rev. Ent.* **7**, 177—198 (1962).
- NACHTIGALL, W.: Über Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden. *Z. vergl. Physiol.* **43**, 48—118 (1960).
- PONZ, F., y M. ESTARTUS: Sobre la fisiología de la locomoción de *Blatta orientalis*. 3. Importancia del sistema ganglionar torácico. *Rev. esp. Fisiol.* **7**, 99—142 (1951).
- PRECHT, H.: Das Taxis-Problem in der Zoologie. *Z. wiss. Zool.* **156**, 1—128 (1942).
- PRINGLE, J. W. S.: Proprioception in insects. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. *J. exp. Biol.* **15**, 114—131 (1938).
- Proprioception in insects. III. The function of the hair sensilla at the joints. *J. exp. Biol.* **15**, 467—473 (1938).
- Proprioception in arthropods. The cell and the organism, pp. 256—282. Cambridge: Cambridge Univ. Press 1961.
- The reflex mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* **17**, 8—17 (1940).
- RICHARD, G.: La répartition des sensilles sur les pattes du *Calotermes flavicollis*. *Bull. Soc. zool. France* **74**, 77—84 (1949).
- ROEDER, K. D.: The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). *J. exp. Zool.* **76**, 353—374 (1937).
- SCHLIESSMANN, H.: Über die optimale Bemessung von Regelsystemen mit Laufzeit. *Regelungstechnik* **7**, 272—280 (1959).
- Über ein Verfahren zur optimalen Regelung von Systemen mit Totzeit. *Regelungstechnik* **7**, 418—421 (1959).
- TEN CATE, J.: Beiträge zur Innervation der Lokomotionsbewegung der Heuschrecke *Locusta viridissima*. *Arch. néerl. Physiol.* **21**, 562—566 (1936).
- THURM, U.: Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrößen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld-Sensillen von Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 351—382 (1963).

- WENDLER, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). *Naturwissenschaften* **48**, 676—677 (1961).
- Über die Fortbewegung der Larven von *Cantharis fusca*. *Z. vergl. Physiol.* (im Druck).
- WILSON, D. M.: The central nervous control of flight in a locust. *J. exp. Biol.* **38**, 471—490 (1961).
- WITTIG, G.: Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* unter besonderer Berücksichtigung des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **74**, 491—570 (1955).

GERNOT WENDLER,
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
8131 Seewiesen über Starnberg (Obb.)

Lebenslauf

Als Sohn des Studienrats Wilhelm WENDLER und seiner Ehefrau Käte WENDLER, geb. SCHNABEL, wurde ich am 7. Juni 1933 in Berlin-Zehlendorf geboren. Ich besuchte dort die Volksschule und die Arndt-Schule in Berlin-Dahlem. Zusammen mit dieser Schule wurde ich 1942 nach Crossen/Oder evakuiert und kehrte im Januar 1945 nach Berlin zurück. Nach Kriegsende besuchte ich die gleiche Schule und bestand im Juni 1951 das Abitur. Bis zum Beginn des Wintersemesters 1951/52 arbeitete ich als Hilfskraft im Max-Planck-Institut für vergleichende Erbbiologie und Erbpathologie in Dahlem und begann dann mein Studium an der Freien Universität mit den Fächern Zoologie, Botanik, Physik und Chemie, das ich ab Sommersemester 1954 in Tübingen fortsetzte. Dort bestand ich 1956 das Philosophikum und 1959 das Staatsexamen mit den Fächern Biologie, Physik, Chemie. Anschließend begann ich meine Dissertation in dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seeviesen unter der Leitung von Prof. von HOLST. Nach dessen Tod im Mai 1962 übernahm Prof. H. AUTRUM die Leitung der Arbeit.

